



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"La selección sexual como causa de
extinción en *Zoogoneticus tequila*".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

Misha Charreire Rafajlovic

DIRECTOR DE TESIS
DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA



2006



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1-Resumen	1
<u>2-Introducción</u>	
2-1- La importancia de la selección sexual.....	2
2-2- Modelos de la selección sexual.....	4
2-3- La selección sexual como factor de especiación o de extinción.....	6
2-4- La situación de <i>Zoogoneticus tequila</i> y sus características.....	8
2-5- Características de <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	12
2-6- <i>Thamnophis melanogaster</i> , como un agente impuesto por la selección natural.....	12
3-Objetivos	14
<u>4-Métodos</u>	
4-1-Planteamiento de los experimentos	15
4-2-Especímenes experimentales	16
4-3-Diseño experimental.....	17
4-3-a- El acuario de observación.....	17
4-3-b- Peces del experimento 1.....	19
4-3-c- Peces del experimento 2.....	21
4-3-d- Peces del experimento 3.....	21
4-4-Procedimiento de los experimentos.....	21
4-5-Análisis de datos.....	23
4-6-Análisis de filmaciones.....	24
<u>5-Resultados</u>	
5-1-Experimento 1-Depredación durante el cortejo.....	25
5-2-Experimento 2-Depredación durante encuentros agonísticos.....	28
5-3-Filmaciones del experimento 1-Cortejo	31
5-3-a- Frecuencias.....	31

5-3-b- Duraciones.....	32
5-3-c- Componentes principales durante el cortejo.....	33
5-4- Filmaciones del experimento 2-Combate.....	35
5-4-a-Frecuencias.....	35
5-4-b-Duraciones.....	36
5-3-c- Componentes principales durante el combate.....	37
5-5- Experimento 3 (Preferencia de pareja).....	39
5-5-a-Hembras de <i>Z. tequila</i> presentadas a machos de ambas especies.....	39
5-5-b-Hembras de <i>Z. quitzeoensis</i> presentadas a machos de ambas especies.....	40
<u>6-Discusión</u>	
6-1- Respuesta de <i>Thamnophis melanogaster</i>	41
6-1-a- Al cortejo de dos goodeidos	41
6-1-b- Al los combates entre machos	42
6-2- Consecuencias de tener conductas sociales más llamativas.....	42
6-3- Un aislamiento reproductivo precigótico incipiente.....	44
6-4- Consecuencias ecológicas.....	44
<u>7-Conclusión</u>	46
<u>8-Referencias</u>	48

Apéndices

- A-Repertorios de las conductas sociales y de cortejo exhibidas por *Z. tequila* y *Z. quitzeoensis* y de las conductas depredatorias de *T. melanogaster*.
- B-Resumen de los registros obtenidos en el programa Noldus Observer.
- C-Resultados de todas las conductas depredatorias de *T. melanogaster*.
- D-Nacimientos de *Z. tequila* en laboratorio.

1-Resumen

Trabajos recientes han sugerido que la selección sexual puede ser una causa indirecta de extinción local. El presente estudio pretende evaluar cómo esta selección impuesta por las hembras, puede ser una causa de mayor susceptibilidad a depredación al aumentar los riesgos de extinción local. Se trabajó con dos especies hermanas de peces de agua dulce de la familia *Goodeidae*, *Zoogoneticus quitzeoensis* que es relativamente común y que posee pocos ornamentos y *Zoogoneticus tequila*, especie casi extinta y con ornamentos muy vistosos.

En este trabajo se pusieron a prueba las hipótesis de que (1) debido a que *Z. tequila* es más vistoso en sus ornamentos, es también más atractivo para ser depredado por la culebra acuática *Thamnophis Melanogaster* (un depredador natural de los peces) y que (2) las pautas conductuales exhibidas por *Z. tequila*, siendo mucho más largas y exageradas que las de *Z. quitzeoensis*, también lo hacen más vulnerable a la depredación. También se buscó evaluar si existen mecanismos de aislamiento reproductivo entre las dos especies.

Dentro de este proyecto se efectuaron pruebas de respuestas depredatorias por parte de la culebra *T. melanogaster* sobre conductas sexuales (entre macho y hembra) y agonísticas (entre dos machos) de las dos especies del género *Zoogoneticus*. Se presentaron a una culebra una pareja de cada especie (macho y hembra para la primera observación y dos machos para la segunda), y se registró el número de orientaciones, acercamientos y ataques que la serpiente realizó a cada especie. Simultáneamente a estas observaciones se efectuaron filmaciones de las conductas exhibidas por ambas especies, para obtener así una descripción cuantitativa del repertorio conductual (tanto del cortejo como de las conductas agonísticas) de ambas especies; gracias a esto se notó que el repertorio de las conductas exhibidas en ambas especies es igual, tan solo varían en frecuencia y duración. Para evidenciar un posible aislamiento reproductivo pre-cópulatorio, se elaboraron pruebas de elección de pareja para las hembras de ambas especies; a cada hembra se le exhibió, simultáneamente, un macho de su especie y a un macho congénere.

Se encontró que la culebra sí presentó una serie de conductas depredatorias orientadas preferencialmente a *Z. tequila*, marcando un riesgo de mayor posibilidad de ser depredados que sus congéneres, *Z. quitzeoensis*.

En conjunto, tanto las conductas de cortejo como agonísticas de *Z. tequila* mostraron ser más frecuentes y duraderas que las de *Z. quitzeoensis*, aumentando más aun la exposición a posibles depredadores.

Con respecto al experimento de elección de pareja; los resultados mostraron que las hembras de ambas especies no lograron discriminar entre los machos de su propia especie y los de la otra especie. Esto se puede traducir en pérdida de oportunidades de apareamiento.

2- Introducción

2-1- La importancia de la selección sexual.

En 1859 (y posteriormente en 1871) Darwin promovió la idea de que el dimorfismo sexual tan frecuentemente observado en la naturaleza, sobre todo por la presencia de ornamentos y otras estructuras extravagantes en machos, se debía a lo que él llamó selección sexual. Este principio supone que los caracteres sexuales secundarios evolucionan como consecuencia exclusivamente de las ventajas que confieren a los individuos en la competencia por parejas reproductivas. Si bien la teoría de la selección sexual se cimentó y definió hace más de un siglo, sigue siendo uno de los tópicos con más auge y debate dentro de la biología moderna. Actualmente, a pesar de puntos de vista encontrados y detractores de la teoría, ésta se ha vuelto un tema muy respetable dentro de la biología evolutiva.

Darwin (1859,1871) se enfocó más en la lucha por la existencia que en la lucha por reproducirse y su legado intelectual tendió a seguir la misma línea de pensamiento. Este enfoque se explica por dos sencillas observaciones que apoyan su visión histórica; los individuos difieren y hay demasiada descendencia para que un hábitat la soporte. Individuos con variaciones adaptativas útiles en apariencia son los que tienden a sobrevivir y a dejar descendencia (Gould y Gould 1996).

En la naturaleza, los apareamientos rara vez son al azar, los organismos están predispuestos a buscar una gran cantidad de parejas en el caso de los machos y parejas de gran calidad genética en el caso de las hembras, o ambos. Estos organismos tendrán una ventaja reproductiva y dejarán más progenie (con sus mismas características) que sus rivales. Cualquier sucesión de cambios físicos o conductuales que favorecen el procuramiento de pareja, o la elección de ésta, constituye la evolución por selección sexual, siendo ésta una selección

de atributos que contribuyen únicamente a una ventaja reproductiva y no una supervivencia exitosa (Andersson 1994). Hay algunas conductas muy precisas y complejas, como el cortejo copulatorio en aves o en peces; estas pautas conductuales de cortejo están estrechamente ligadas a ciertas características morfológicas particularmente vistosas (Tinbergen 1953). Normalmente la evolución de estos comportamientos y la de las características anatómicas sobre la cual reposa van de la mano, uno reforzando y promoviendo al otro bajo la presión de la selección sexual (Monod 1970). La elección de pareja puede ser una fuerza fundamental en la evolución de especies sexuales ya que es central en la determinación de cuáles atributos se propagan (Bateson et al. 1993).

Cuando la selección sexual está operando, las hembras son mayoritariamente fertilizadas por machos con caracteres especiales, como el caso de una ornamentación vistosa, en vez de una selección al azar de éstos. La selección sexual opera mediante el aumento en el número y la calidad de los apareamientos, favoreciendo caracteres que no necesariamente aumentan la adaptación al medio (Maynard Smith 1987, Macías García 1993).

La prioridad de una hembra es asegurarse de que su pareja potencial sea del sexo y de la especie correcta. Esto es también importante para el macho, pero hablando estrictamente de costo e inversión, la hembra tiene más que perder al hacer un error. La selección sexual favorece a los individuos con caracteres distintivos y con una conducta propios de su especie. Estos caracteres tienen un papel esencial en el cortejo, por lo que se les nombra mecanismos de aislamiento reproductivo, reduciendo la hibridación entre especies (Mc Farland 1993).

En la naturaleza, individuos pertenecientes a especies distintas tienden o no a aparearse entre sí y una de las principales razones que lo explican es el hecho de que cada especie posee sus propias pautas de cortejo que minimizan las probabilidades de apareamientos entre especies. La hibridación entre especies puede resultar en descendencia estéril o bien en inferior adecuación en los híbridos con respecto a individuos puros. Por lo tanto la producción de señales claras y particulares de la especie en los machos y en las hembras y el

rechazo de aquellos patrones de cortejo que no se ajustan al tipo específico, deben conferir ventajas reproductivas (Slater 1985).

2-2- Modelos de la selección sexual.

Darwin (1871) estaba convencido que las muchas diferencias entre sexos dentro de una especie (dimorfismo sexual) eran el resultado de la selección sexual; ésta explica cómo los caracteres sexuales secundarios que, aparentemente no tienen otra función que la de distinguir a los sexos, cumplen la muy importante función de favorecer a los individuos, no en la lucha por la existencia sino en la lucha por las hembras. Es de esperar entonces una marcada diferencia entre sexos en especies donde hay intensa rivalidad entre machos (Maynard Smith 1987). Por ende Darwin notó que un macho puede aventajar a otros machos en el acceso a las hembras de dos maneras (dos formas de selección sexual). La primera es la selección intrasexual; que es la competencia entre machos, donde estos se disputan el acceso directo a las hembras o la posesión de un recurso (alimento o lugar de crianza) que las hembras necesitan; la segunda es la selección intersexual que radica en la elección de pareja por parte de la hembra, donde las hembras eligen directamente a los machos basándose en algún atributo como un canto, coloración o morfología. Ambos tipos de selección se pueden dar al mismo tiempo (Maynard Smith 1987, Andersson y Bradbury 1987, Macías Garcia 1993).

Para maximizar sus oportunidades de apareamiento, los machos a menudo pelean, usando despliegues acústicos o visuales para interrumpir el cortejo de machos rivales conoespecíficos. La competencia entre machos puede ser entonces un importante mecanismo de selección sexual, si existe una correlación positiva entre la habilidad competitiva del macho y su éxito reproductivo (Andersson 1994).

Darwin no propuso ninguna explicación sobre el funcionamiento de la elección de pareja por parte de la hembra ni de la evolución de esta preferencia. El codescubridor del proceso de la selección natural, Alfred R. Wallace (1889) cuestionó la importancia de la elección femenina en el cortejo. Dudaba que las hembras tuvieran capacidad para discriminar a unos machos de otros y si lo hacían sólo se basarían en diferencias de los caracteres sexuales secundarios de los machos (esto mostraría diferencias de calidad), pero éste sigue siendo un tema de debate hoy en día (Borgia 1986, Andersson 1994), de allí que se hayan propuesto varios modelos de cómo opera la selección sexual.

Del razonamiento de Wallace deriva la hipótesis conocida colectivamente como modelo de “genes buenos” y subraya que una hembra que discrimina entre varios machos puede incrementar el vigor y la salud global de su descendencia. En términos evolutivos así aparecen los caracteres de un macho que indican su calidad relativa. Las hembras prefieren estos caracteres que indican mayor supervivencia y éstos se pueden presentar en un macho más viejo ya que éstos simplemente han demostrado su vigor por el mero hecho de haber llegado a una edad avanzada. Asimismo la búsqueda por parte de la hembra de estos buenos genes implica que los machos de mayor edad presenten cortejos más enérgicos y caracteres más vistosos (Borgia 1986, Gould y Gould 1996).

En la década de los treinta R. A. Fisher (1930) sugirió que “una preferencia sexual precisa por parte de la hembra podría conferir una ventaja selectiva, “estableciéndose” así en la especie. El propuso que el proceso (proceso Fisheriano o “runaway”) ocurriría en dos pasos; el éxito reproductivo de un macho con una característica dada (morfológica o conductual) que es preferida arbitrariamente por las hembras, pero que mejora su viabilidad, se incrementará. Por ende, los alelos que codifican para esta característica adaptativa del macho se diseminarán al igual que los alelos responsables de la preferencia de la hembra, siendo que los dos tipos de alelos se verán asociados en la descendencia. Cuando este proceso continúa, las frecuencias de estas

series de alelos aumentan rápidamente, conduciendo a un proceso desbocado. Este aumento en las características de los machos y de la preferencia de la hembra puede llevar a la aparición de un carácter demasiado resaltado o exagerado que si bien conlleva mayor éxito reproductivo, también acarrea mayor mortalidad, llevando el proceso a un balance entre la mortalidad impuesta por la selección natural y la elección acrecentada de la hembra (Andersson 1994, Macías Garcia et al. 1994).

Otro modelo de selección sexual, el propuesto por A. Zahavi (1975), sugiere que las hembras están predispuestas a seleccionar machos con caracteres sexuales secundarios muy vistosos (o estorbosos) o conductas exageradas. Zahavi (1997) llamó a estas deficiencias “handicaps” y postuló que permiten que la descendencia obtenga ventajas genéticas si la hembra elige un macho con esta limitante o impedimento (que reduce su posibilidad de sobrevivir), porque éste habrá sobrevivido a pesar de presentar este rasgo defectuoso (Dawkins 1976, Borgia 1986). Viendo que este impedimento es una señal para la hembra, que realmente indica la calidad genética del macho (que sobrelleva la presión impuesta por la selección natural gracias a sus buenos genes), el modelo plantea que esta señal debe de ser costosa en desarrollo y manutención para el macho ya que otro macho de menor calidad podría atraer (y por ende dejar descendencia) a las hembras con la misma probabilidad (Grafen 1990, Macias Garcia 1994, Olson y Owens 1998).

2-3- La selección sexual como factor de especiación y de extinción.

La especiación es una consecuencia inevitable de poblaciones evolucionando en alopatría, debido a que no hay fuerzas actuando para reforzar la compatibilidad reproductiva entre poblaciones aisladas geográficamente, éstas eventualmente se volverán reproductivamente incompatibles. En contraste con la especiación simpátrica, la especiación alopátrica solo requiere aislamiento geográfico y tiempo (Ruiz, 1999; Turelli et al. 2001). La selección sexual puede promover el aislamiento reproductivo entre poblaciones porque las

preferencias de las hembras pueden evolucionar por caracteres arbitrarios de los machos dando paso a barreras precigóticas (Andersson 1994; Turelli et al, 2001). Existen muchos estudios que demuestran la importancia de la selección sexual (divergencia de caracteres sexuales secundarios) como factor de especiación en varios taxa como en *Drosophila* spp y grillos de las islas hawaianas, en aves paserinas e inclusive en algunas plantas angiospermas. En peces el mejor ejemplo está dado por los cíclidos africanos de los lagos centrales de África (Andersson, 1994; Ritchie y Macías Garcia, 2005).

Como lo predice la teoría de la selección sexual (proceso Fisheriano o desbocado y el “handicap” de Zahavi), los caracteres seleccionados sexualmente eventualmente son frenados de mayores exageraciones por la oposición de la selección natural (Andersson, 1994). Una consecuencia de la depredación es que puede romper este equilibrio entre selección natural y selección sexual. En muchos casos hay evidencia de que los machos sufren mayor depredación que las hembras; el hecho de buscar, cortejar y pelear por una pareja los hacen más conspicuos para ésta pero también para cualquier depredador potencial (Magnhagen, 1991). La mortalidad en machos de especies dimórficas se puede incrementar por otros factores, como una mayor susceptibilidad a parásitos, una mortalidad mas elevada en juveniles debido al mayor requerimiento energético en desarrollar (y mantener) caracteres llamativos y los riesgos que conlleva el conflicto intra-sexual (Andersson, 1994). A pesar de que los efectos demográficos derivados de esta mayor mortalidad han sido poco estudiados, la disminución en la proporción de machos “aceptables” (para las hembras) dentro de una población puede, consecuentemente, reducir los encuentros entre sexos y reducir la proporción sexual operativa. Si la población es reducida, esto limitaría la capacidad de colonizar nuevos habitats y la haría más vulnerable a extinciones locales (Macías Garcia et al. 1998).

2-4- La situación de *Zoogoneticus tequila* y sus características.

Apenas en 1998, Webb y Miller, diagnosticaron a *Zoogoneticus tequila* como una nueva especie, diferenciándolo de su congénere *Zoogoneticus quitzeoensis*, de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes). La subfamilia de los Goodeinos está constituida por peces endémicos de la parte central de México. Buena parte de las casi cuarenta especies de la familia se encuentran amenazadas y dos han sido declaradas extintas (NOM-ECOL-059-2001), *Zoogoneticus tequila* es una.

Los Goodeinos son peces vivíparos en los cuales el desarrollo embrionario es intra-ovárico y la transferencia de nutrientes a la progenie por parte de la madre ocurre a través de extensiones especializadas del epitelio del embrión llamadas trofotaenia (Grudzien, White y Turner, 1992).

Zoogoneticus tequila se distingue de *Z. quitzeoensis* porque el macho presenta una gran banda rojiza-anaranjada en la parte sub-terminal de la aleta caudal (Figura 1a). Además los machos también presentan delgadas bandas terminales de color anaranjado claro en las aletas dorsal y anal, a diferencia de las menos tenues bandas rojas que muestra *Z. quitzeoensis* (Figura 2a).

Esta nueva especie fue descrita a partir de individuos colectados en el río Teuchitlán, Jalisco (Figura 3) que es un tributario del río Ameca (Webb y Miller 1998). Se trata de una especie con marcado dimorfismo sexual, donde la hembra es de mayor tamaño que el macho (para datos merísticos de la especie ver Tabla1), pero sin pigmentación aparente y el macho presenta un espermatopodio; que es una modificación (de los primeros radios) en la parte anterior de la aleta anal que facilita el alineamiento de los los orificios urogenitales durante la cópula (Webb y Miller 1998).

La distribución de *Z. tequila* está confinada a sólo una localidad en el río Teuchitlán, siendo este históricamente simpátrico con su congénere que está más ampliamente distribuido (Webb y Miller 1998, De la Vega-Salazar et Al 2003a).

Su situación crítica se debe principalmente a causas antropogénicas. El aislamiento entre poblaciones debido a la fragmentación de su hábitat muy posiblemente redujo el tamaño de éstas, disminuyendo o anulando migraciones y flujo génico. La introducción de especies exóticas y el saqueo por parte de acuaristas aunado posiblemente a vulnerabilidades intrínsecas relacionadas con el sistema de señalización social de la especie resultan factores de peso para probables extinciones locales (Macías Garcia et Al 1998, De la Vega-Salazar et Al 2003b).



a



b

Figura 1.- a: Macho y b: hembra de *Zoogoneticus tequila*.



a



b

Figura 2.- a: Macho y b: hembra grávida de *Zoogoneticus quitzeoensis*.

Loiselle en 1991 (Webb y Miller 1998) reportó que los individuos de *Z. tequila* maduran sexualmente entre las 6 a 10 semanas de edad, esto en condiciones de laboratorio (24-26 °C), y son sexables después de unas pocas semanas de nacidos. Ya que la tasa de crecimiento se correlaciona con la temperatura, las poblaciones naturales del altiplano pueden requerir substancialmente más tiempo para madurar.

Durante el transcurso del proyecto se logró una buena reproducción de *Z. tequila* en cautiverio, obteniéndose un promedio de 15 crías ($\bar{x} = 14.7$ d.e. ± 6.04 , $n=22$) por camada, se logró identificar los sexos de 40 a 45 días de nacidos, su maduración sexual tomó de 14 a 16 semanas.

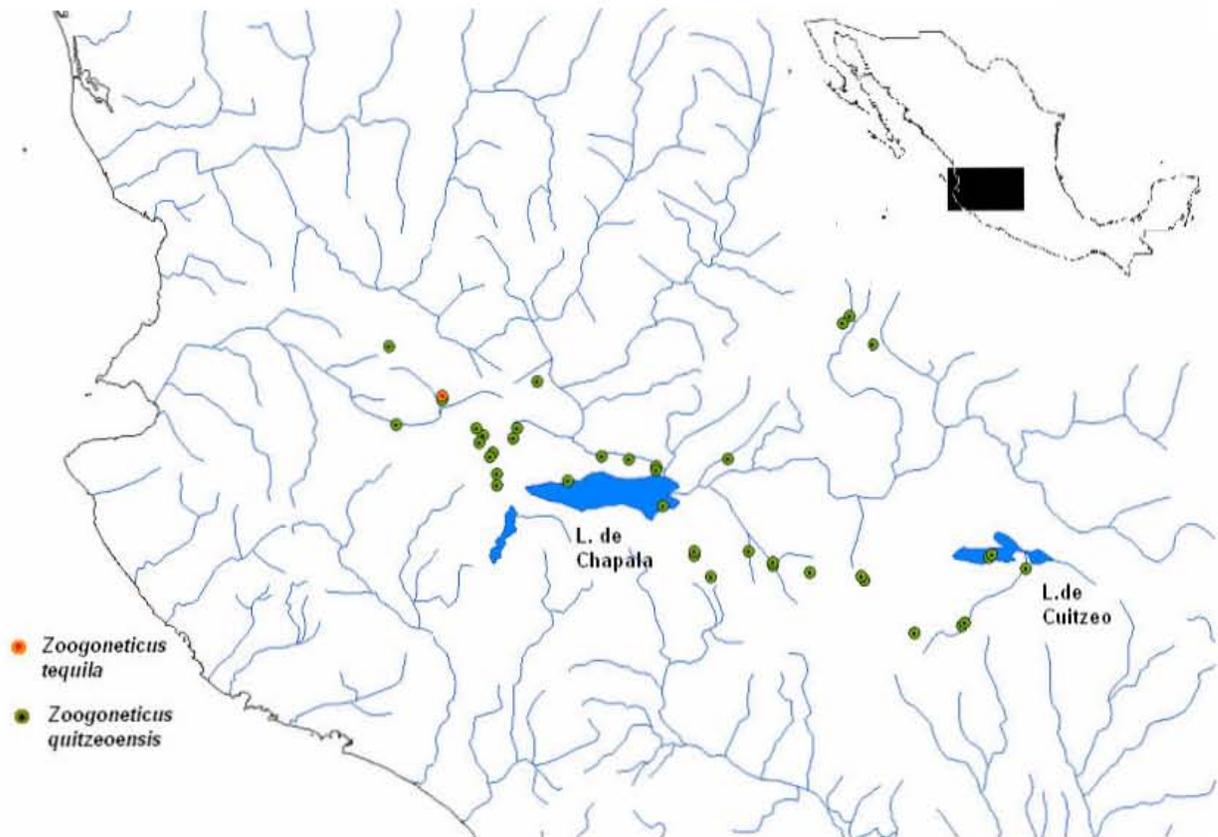


Figura □.- Mapa de la porción central de México mostrando la distribución de *Zoogoneticus tequila* y *Z. quitzeoensis*.

Tabla 1.- Datos merísticos de *Z. tequila* y de *Z. quitzeoensis* a partir de Webb y Miller (1998). Nótese que la talla de los peces de ambas especies cae dentro del rango de tamaños de peces consumidos por la serpiente *Thamnophis melanogaster*.

	<i>Z. tequila</i>		<i>Z. quitzeoensis</i>	
	Macho	Hembra	Macho	Hembra
Longitud total (mm)	29-□4	□6-44	28.5-□5	□4.5-45
Escamas en la serie lateral	27-□0		28-□□	
Radios de la aleta dorsal	12-15		12-15	
Radios de la aleta anal	14-16		14-17	
Radios de la aleta caudal	17-21		16-22	
Cariotipo	2n= 46 2 cromosomas metacéntricos 2 c. submetacéntricos 42 c. subtelocéntricos– telocéntricos		2n= 28 22 cromosomas metacéntricos 6 c. subtelocéntricos– telocéntricos	
Vértebras totales	28-□1		29-□4	

2-5- Características de *Zoogoneticus quitzeoensis*.

Zoogoneticus quitzeoensis presenta características similares a las de *Z. tequila*, tanto en morfología (Webb y Miller 1998, ver Tabla 1) como en conducta (Obs. pers.). Siendo juveniles, tienen un gran parecido con los individuos de *Z. tequila*, lo que dificulta distinguir a las hembras de ambas especies.

Su distribución (figura □) es amplia en ríos y lagos de la Mesa Central (sobre todo en los estados de Michoacán, Jalisco y Guanajuato) que actualmente o históricamente se hayan visto conectados al sistema del río Lerma (Webb y Miller 1998). Esta especie se puede encontrar en el río Grande de Santiago, el río Lerma, el río San Francisco del Rincón, el río Teuchitlan, las lagunas de Mintzita y Zacapu, el lago de Chapala, el río Ameca, el lago de Camécuaro, el lago de Cuitzeo entre otros. La evidencia geológica estudiada por Smith *et al.* (1975) es indicativa de vicarianza asociada a la pérdida de conexión entre la cuenca del Ameca y el sistema del Lerma. La presencia de *Z. quitzeoensis* en el río Ameca y sus tributarios se puede interpretar como una dispersión secundaria (Webb y Miller 1998, De la Vega-Salazar et al 200□b).

2-6- *Thamnophis melanogaster* como un agente de presión en contra de la selección sexual.

Thamnophis melanogaster (Tribu Thamnophiini) se distribuye ampliamente en el altiplano, donde se le puede encontrar en gran variedad de cuerpos de agua (Drummond y Macías García, 1990) y en convivencia con varios géneros de Goodeidos. A diferencia de sus congéneres (que tienden a ser depredadores semi-acuáticos o terrestres) *T. melanogaster* es un depredador que forrajea exclusivamente en el agua (Drummond, 198□).

A diferencia de otros colúbridos (Reptilia; Serpentes; Colubridae; Natricinae), *T. melanogaster* utiliza en buena medida las señales visuales para la obtención de presas; en un estudio de componentes visuales de reconocimiento de presa se demostró que *T. melanogaster* puede apoyarse en

señales visuales para procurarse presas (Macías Garcia y Drummond 1995). En este estudio se demostró que la culebra puede inferir el tamaño de su presa, siendo que un blanco como un Goodeido (o *Zoogoneticus* en el caso que nos interesa) entra en el rango de longitudes discriminadas por este potencial depredador. En un análisis de los contenidos estomacales de *T. melanogaster*, de varios individuos capturados en Acambay, Michoacán, se reportaron las longitudes de una presa habitual de la culebra; *el godeino Girardinichthys multiradiatus* de talla equiparable a *Zoogoneticus* ($\bar{x} = 1.18\text{mm}$; d.e. ± 8.74 , rango 1-55 mm; Lozoya 1988).

Si bien no se ha comprobado la diferenciación de colores para la búsqueda de presas, este estudio propone que la culebra diferencia claramente a su presa del fondo visual, sobre todo si ésta presenta movimientos sobre el eje vertical, que serían los más contrastantes y disruptivos con este fondo visual que percibe la culebra.

Se sabe que la competencia intrasexual acarrea costos, ya sean heridas, pérdida de tiempo, energía y oportunidades de apareamiento y aumento en la mortalidad por depredación. Debido a que las conductas agonísticas pueden incrementar el riesgo individual a ser depredado, la selección natural debería favorecer a los individuos que modifiquen sus conductas frente a este riesgo, maximizando su adecuación (Sih 1994; Kelly y Godin 2001).

En el pez guppy (*Poecilia reticulata*) se ha demostrado que la selección intersexual debida a elección por parte de la hembra es fuerte en ausencia o con baja presión por parte de depredadores mientras que en condiciones con alta depredación, la selección intersexual es más moderada (Magurran y Seghers 1990); la hembra prefiere a machos con caracteres sexuales secundarios menos exagerados y presenta mayor desarrollo en conductas anti-depredatorias (Partridge y Endler, 1987).

Recientemente, también en guppies, se demostró que la selección intrasexual (competencia entre machos) se regula dependiendo de la fuerza de selección impuesta por depredación (Kelly y Godin, 2001).

3- Objetivos

Zoogoneticus tequila se encuentra en peligro de extinción y parece ser más llamativo que *Z. quitzeoensis*. Por lo tanto se pretende evaluar si la selección impuesta por la hembra es más intensa que en *Z. quitzeoensis*. En el modelo de selección sexual de Fisher, la conducta de cortejo (y no tanto los atributos morfológicos) de *Z. tequila* se encontraría en un proceso de selección desbocado: la hembra seleccionando un cortejo cada vez más exagerado. Se podría plantear que este proceso no es tan marcado en *Z. quitzeoensis*.

Como se demostró en los estudios en guppies, se esperaría que la competencia entre machos se regule más en *Z. quitzeoensis*, para compensar la presión por depredación: hipotéticamente se observarían encuentros agonísticos más breves y menos enérgicos que los presentados por *Z. tequila*.

Enfocándonos en la problemática del estado crítico de la única población conocida de *Z. tequila*, se buscó:

- Evaluar si el aspecto (color, patrones de movimiento y temporalidad) de *Z. tequila* durante interacciones sociales (cortejo y encuentros agonísticos) lo haría más vulnerable que a *Z. quitzeoensis* a una fuerza de selección impuesta por depredación.

- Determinar si existe algún mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico entre las dos especies, observando si las hembras de ambas especies de *Zoogoneticus* logran discriminar a los machos de su propia especie.

- Elaborar un repertorio de las conductas sociales de ambas especies para su comparación e identificación de diferencias cualitativas entre éstas.

4- Métodos

4-1-Planteamiento de los experimentos.

Los experimentos fueron diseñados para probar las hipótesis planteadas y paralelamente se efectuaron dos series de registros filmados de las conductas de ambas especies de *Zoogoneticus*.

Experimento 1-Depredación durante el cortejo.

A una culebra le fueron presentadas, simultáneamente una pareja (macho y hembra) de *Z. tequila* y una de *Z. quitzeoensis*, igualadas por tallas, cada individuo de estas parejas permaneció aislado por un mínimo de 4 días para aumentar la motivación del macho para cortejar.

Con este experimento se buscó comprobar si la culebra era atraída preferencialmente por una pareja de *Z. tequila* cortejando que por una de *Z. quitzeoensis* cortejando.

Experimento 2-Depredación durante encuentros agonísticos.

Una culebra fue expuesta simultáneamente a una pareja de machos de *Z. tequila* y una pareja de machos de *Z. quitzeoensis*, igualados por tallas, cada individuo de estas parejas permaneció aislado por un mínimo de 4 días para aumentar la motivación durante el pleito.

Con este experimento se buscó comprobar si la culebra era más responsiva a un par de machos de *Z. tequila* peleando que a uno de *Z. quitzeoensis*.

A todas las culebras se les mantuvo en ayuno de 7 días, previos a las observaciones y se les alimentó al término de estas.

Experimento 3-Preferencia de pareja.

En este experimento se buscó determinar si existe una posible discriminación, tanto por parte de las hembras de *Z. tequila* como las de *Z. quitzeoensis*, entre machos de su especie y machos congéneres. Se trabajó en

dos partes iguales; primero, para las hembras de *Z. tequila*, se buscó determinar si existía una posible elección de pareja al serle presentados, simultáneamente, un macho de su especie y uno de *Z. quitzeoensis*. En la segunda parte se trabajó similarmente con hembras de *Z. quitzeoensis*, presentándoles a un macho de cada especie.

Todas las hembras usadas eran vírgenes y de una edad aproximada de once meses. A cada individuo se le mantuvo en confinamiento de 7 a 8 días, previos a las observaciones, para tratar de aumentar su motivación.

4-2-Especímenes experimentales.

Para los experimentos 1 y 2 se trabajó con individuos colectados en el campo y para el experimento 3 se usaron individuos nacidos en el laboratorio. Se contó con nueve parejas de *Zoogoneticus tequila* que fueron colectadas en Teuchitlán, Jalisco, en Octubre del 2000 por la Dra. Marina De la Vega-Salazar y el Biol. Edgar Ávila-Luna.

Se disponía con más de cincuenta especímenes de *Z. quitzeoensis* que fueron colectados por el Dr. Alejandro Moyaho y el Biol. Edgar Ávila-Luna en 1999 de una población localizada en San Francisco del Rincón, Guanajuato. Se seleccionaron nueve parejas igualando las tallas de las parejas de *Z. tequila*. Las longitudes estándar (distancia del pedúnculo caudal a la boca) de cada individuo se reportan en los apéndices. Se asignaron las parejas de menor longitud estándar a las culebras de menor LHC (longitud del hocico a la cloaca) y las parejas de mayor tamaño con las culebras de mayor longitud.

Ambas especies se mantuvieron en acuarios estándar de 40 litros (50 cm. de largo x 25 cm. de ancho x 30 cm. de alto) con oxigenación, filtración y alimentación adecuadas.

Se disponía en el laboratorio de 12 culebras de las cuales se utilizó a las nueve de mayor tamaño siendo que se ha comprobado la relación entre tipo de presa y tamaño (edad) de la culebra (Macías García y Drummond, 1988). Por ende, se

eligieron individuos de *T. melanogaster* capaces de depredar e ingerir vertebrados comparables con los Zoogoneticus que les fueron presentados. Previo al experimento se probó la motivación para depredar en el tanque experimental de cada culebra dentro del acuario experimental, permitiendo que éstas se alimentaran de Poecilidos de talla equiparable a la de los Godeinos utilizados en el proyecto.

A las culebras se les mantuvo en cajas de plástico con orificios de ventilación y tapadas, dentro de estas había una pequeña charola de plástico con agua, donde se colocaban Poecilidos o Godeinos como alimento.

Para el tercer experimento se utilizaron individuos juveniles de *Z. tequila* de los grupos B y C (ver apéndice-nacimientos), pertenecientes a la primera generación obtenida en el laboratorio. De igual manera se utilizaron juveniles de *Z. quitzeoensis* nacidos en el laboratorio.

4-3-Diseño experimental.

4-3-a- El acuario de observación.

Todas las observaciones se realizaron en un acuario diseñado (por Macías García, C., Jiménez, G. & Contreras, B. 1994) acorde a las hipótesis planteadas.

El acuario (ver figuras 4 y 5) mide 55 cm. de largo, 35 cm. de ancho y 20 cm. de alto, se llenó hasta la mitad y el agua se mantuvo a una temperatura de 25°C (ésto para aumentar la actividad de la culebra y de los peces).

En el compartimiento (a) se colocaba a la culebra, éste estaba totalmente desprovisto de iluminación al tener una tapa oscura y todos

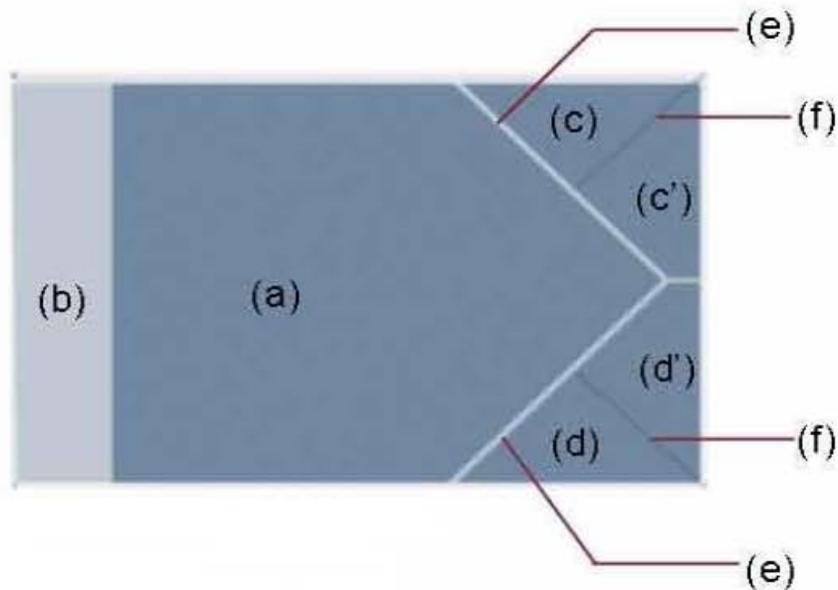


Figura 4. Vista superior del acuario de observación.

los costados tapados. En el extremo del observador estaba la “plataforma” **(b)** de la culebra, justo por encima del nivel de agua y los dos orificios de observación estaban situados justo por debajo de esta plataforma.

Al opuesto del observador se situaban los dos compartimentos iguales para los peces **(c y d)**, estos compartimentos, estaban aislados visualmente entre sí y con el de la culebra, con este último los separó un vidrio de un sentido **(e)**, siendo que la culebra podía ver a los peces pero estos no la veían a ella.

Sólo los compartimentos de los peces tenían iluminación (cada uno con un foco de cuarzo), la culebra que estaba a oscuras en su compartimiento, tenía como única opción observar, a las dos “ventanas iluminadas” de los peces.

A su vez estos compartimentos se dividían en dos con una separación de acrílico opaco **(f)**, poniendo al macho en uno y a la hembra en otro o un macho en uno y el otro macho en el otro para el experimento 2. Estas separaciones se levantaban para permitir la interacción de los peces. Se efectuaron nueve

replicas y en cada una se alternaron las parejas de *Z. tequila* y de *Z. quitzeoensis* en los compartimentos **c** y **d**.

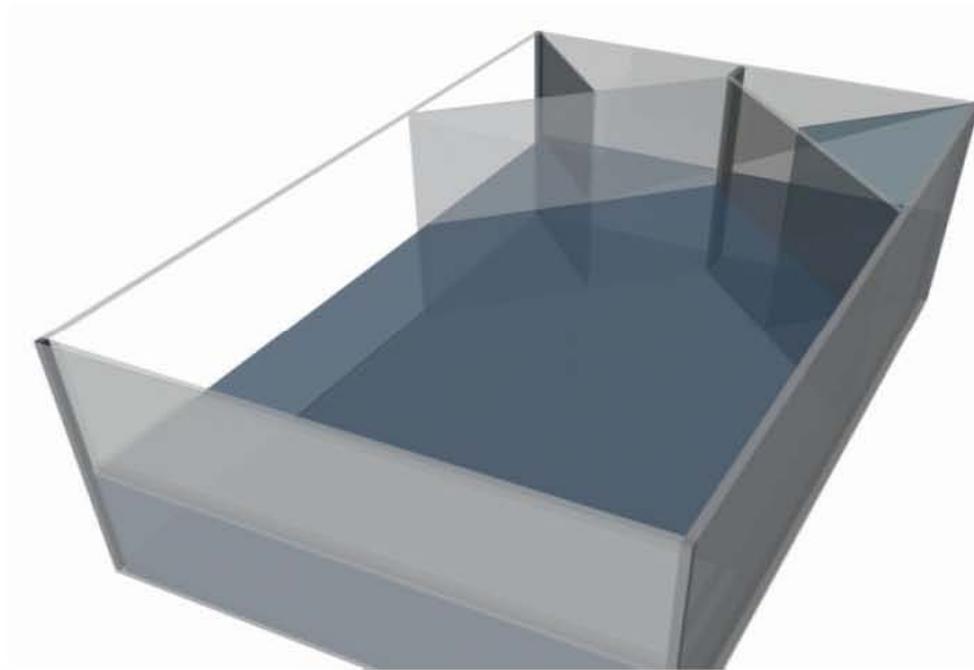


Figura 5. Vista angulada del acuario de observación.

4-3-b- Peces del experimento 1.

Para el experimento 1 se conformaron dos grupos iniciales, uno con cinco y otro con cuatro parejas de cada especie, manteniéndose a una temperatura de 20 a 22°C en acuarios plantados y rocosos proveyendo mayor refugio (y reduciendo conflictos) debido a la alta densidad de individuos. Se identificaron las nueve parejas de cada especie con letras de la A a la I. La alimentación fue a base de hojuelas mañana y noche con un complemento de artémias (*A. salina*) y “pulgas” de agua (*Daphnia sp.*) dos veces por semana.

Acuario 1 T 5 parejas (A, B, C, D, E) de *Zoogoneticus tequila*

Acuario 2 T 4 parejas (F, G, H, I) de *Zoogoneticus tequila*

Acuario 1 Q 5 parejas (A, B, C, D, E) de *Zoogoneticus quitzeoensis*

Acuario 2 Q 4 parejas (F, G, H, I) de *Zoogoneticus quitzeoensis*.

Posteriormente se mantuvieron en confinamiento durante cuatro días tres parejas de cada especie en tres acuarios distintos, divididos a la mitad por una separación opaca (aislamiento visual de las parejas), poniendo al macho de un lado y a la hembra del otro. Cada pareja A se consideró la primera en ser puesta en confinamiento, y cada pareja subsiguiente se puso al día siguiente de la anterior.

Acuario 3 T pareja A de *Zoogoneticus tequila* (día 1)

Acuario 4 T pareja B de *Zoogoneticus tequila* (día 2)

Acuario 5 T pareja C de *Zoogoneticus tequila* (día 3)

Acuario 3 Q pareja A de *Zoogoneticus quitzeoensis* (día 1)

Acuario 4 Q pareja B de *Zoogoneticus quitzeoensis* (día 2)

Acuario 5 Q pareja C de *Zoogoneticus quitzeoensis* (día 3)

Al cumplir su cuarto día de confinamiento cada pareja de cada especie se paso al acuario de observación con la culebra *T. melanogaster* correspondiente. Por ejemplo a las parejas "A" de *Z. tequila* y *Z. quitzeoensis* se les observó con la culebra "A" en su cuarto día de confinamiento, al mismo tiempo se ubicaron a las parejas "D" de ambas especies para su confinamiento en los acuarios 3T y 3Q por cuatro días. A las parejas ya observadas se les ubicó en los acuarios 6T y 6 Q (grupos finales) y no se les volvió a utilizar para posteriores observaciones (posteriormente se conformaron parejas de *Z. tequila* para reproducción).

Al segundo día de observaciones se repitió el procedimiento con las parejas “B”, pasando estas a ser observadas y filmadas con la culebra “B”, tomando su lugar en los acuarios de confinamiento (4T y 4Q) las parejas “E”. Se repitió este procedimiento hasta haber observado a las nueve parejas de cada especie, teniendo un total de nueve días de observación.

4-3-c- Peces del experimento 2.

Para este experimento se repitió esta metodología (ver 4-3-b), solo que en esta ocasión conformaron tercias de machos previamente a su confinamiento, siendo que cada macho sería utilizado en dos observaciones (separadas por un mínimo de una semana), contra dos machos distintos. Ningún macho resultó lesionado físicamente por su adversario. Las tercias de machos se formaron igualando las longitudes de estos, de manera que las parejas antagonistas en las replicas fueran de tallas prácticamente similares.

4-3-d- Peces del experimento 3.

Se seleccionaron al azar diez hembras y diez machos de *Z. tequila* juveniles (la edad variaba entre once y doce meses), obtenidos de la primera generación nacida en el laboratorio. Teniendo acceso a un buen número de individuos de *Z. quitzeoensis*, fue sencillo seleccionar diez parejas de tamaños equiparables a las parejas formadas de *Z. tequila*. A los individuos de ambas especies se les separó en base a su sexo y diez días antes de las pruebas se confinó a cada uno de estos a un acuario separado visualmente de los otros.

4-4- Procedimiento de los experimentos.

Como ya se presentó en el método, los dos primeros experimentos se efectuaron de manera similar. Los registros de las conductas depredatorias de la

culebra se efectuaron durante treinta minutos al igual que las filmaciones de las conductas exhibidas por los peces.

La culebra se colocó el día anterior a la observación en su compartimiento; los peces fueron introducidos previamente a la observación (con una aclimatación de 15 a 20 minutos), y se mantuvieron separados entre parejas (macho de hembra para el experimento 1 y macho de macho para el experimento 2). Se encendía la luz y se vertía una pequeña cantidad (aprox. 50 ml) de agua de algún acuario con muchos peces para estimular olfativamente a la culebra. Al momento que esta empezaba una conducta de forrajeo, se levantaban las separaciones de acrílico, permitiendo la interacción de los peces.

Simultáneamente se filmaba a los peces durante esta media hora. En una hoja de registro se anotaba cualquier conducta (orientación, acercamiento y ataque; las definiciones de estas conductas se en el apéndice A) manifestada por la culebra hacia cualquiera de los dos compartimentos hasta el término de la observación. Se efectuaron nueve replicas (9 parejas de peces de cada especie y 9 culebras) para cada uno de los dos experimentos. Si la culebra no presentaba ninguna conducta se reemplazaba con otra de similar tamaño, era regresada a su caja hasta el día siguiente, para posteriormente asignarle otra pareja de peces. Ninguna culebra requirió de más de cuatro intentos para efectuar la prueba.

Para el tercer experimento, se utilizó un acuario estándar de 40 litros (con las condiciones de laboratorio mencionadas), donde se introducía a la primera hembra de *Z. tequila* el día previo a las observaciones. A cada macho de cada especie se le colocaba en una bolsa plástica con un delgado armazón cilíndrico de acrílico (de la misma altura del acuario y de 10 cm. de diámetro). Al día siguiente se introducía a los machos de cada especie, cada uno aleatoriamente del lado izquierdo o derecho del acuario de observación. Las bolsas presentaban pequeños orificios en toda la mitad superior, para permitir la circulación de agua

de la bolsa al acuario y la eventual comunicación hormonal entre machos y hembra.

El observador fue una persona ajena al laboratorio y sin conocimientos de las conductas exhibidas por cualquier especie de la familia Goodeidae o información para distinguir entre machos de *Z. tequila* y *Z. quitzeoensis*.

Al momento que la hembra efectuara un acercamiento (ubicarse a un cuerpo o menos de distancia) a cualquiera de las bolsas (cualquiera de los machos), el observador activaba un cronómetro manual y efectuaba 30 minutos de observación. Este registraba los acercamientos a cada una de las bolsas y cuantificaba la duración de estos hasta que transcurriera el lapso de observación. Al terminar los peces eran devueltos a sus grupos de origen y se preparaban los individuos para la observación del día siguiente. A las hembras no se les volvió a utilizar y los machos se guardaron para posteriormente exhibirlos a las hembras de *Z. quitzeoensis*. Se realizaron diez réplicas con hembras de *Z. tequila* y diez réplicas con hembras de *Z. quitzeoensis*.

4-5-Análisis de datos.

Durante los treinta minutos de observación de las conductas depredatorias exhibidas por la culebra en los experimentos 1 y 2, se registraron las frecuencias de cada una de estas conductas hacia ambas especies de *Zoogoneticus*, siendo registrados los números de orientaciones, acercamientos y ataques a cada compartimiento.

Se evaluaron las diferencias entre estas dos series de datos usando la prueba estadística de t para variables dependientes.

Esta prueba estadística sirve para detectar diferencias significativas entre dos grupos de datos sometidos a un mismo tratamiento (mismo listado de respuestas depredatorias), siendo que estos se hallan pareados (Lehner, P. 1996).

Se utilizó la misma prueba estadística para el tercer experimento para determinar si la discriminación (o preferencia) por parte de las hembras de cada

especie de los machos de su especie era significativamente distinta a la de sus congéneres.

4-6-Análisis de filmaciones

Al finalizar las observaciones se obtuvo un acervo de nueve filmaciones de media hora para cada especie de *Zoogoneticus*, obteniendo así nueve registros para el cortejo y otros nueve de conductas agonísticas. Estos registros permitieron la elaboración de dos repertorios de conductas sociales exhibidos por ambas especies (ver apéndice A). Su elaboración se basó en las descripciones del repertorio de conductas sociales de *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae) desarrollado por Macías García (1991).

Usando el programa Observer, de Noldus, se obtuvieron tanto duraciones como frecuencias de cada conducta descrita (ver Apéndice B). Este programa se usó en una computadora portátil; se asignó cada conducta (para cada experimento) a una tecla predeterminada. Al reproducir las filmaciones se pulsaba cada tecla asignada mientras se registraba cada conducta descrita, se obtuvo así una matriz de datos de las conductas exhibidas por cada macho cortejante del experimento 1 y de cada macho vencedor del experimento 2. A estas matrices de datos se les aplicó un análisis multivariado de componentes principales ya que este agrupa variables en base en sus intercorrelaciones, permitiendo reducir el número de variables a unos cuantos vectores (componentes) principales (Lehner, P. 1996). También se aplicó la prueba estadística de t para muestras pareadas para comparar las frecuencias y duraciones de las conductas sociales presentadas por ambas especies de *Zoogoneticus*.

5-Resultados

5-1-Experimento 1-Depredación durante el cortejo.

En promedio (Tabla 1 y Figuras 5-1; todas las conductas) las culebras dirigieron significativamente más conductas depredatorias hacia las parejas de *Z. tequila* que hacia las parejas de *Z. quitzeoensis* ($t = 3.12$, $p = 0.014$).

Para las conductas exhibidas por *T. melanogaster* el promedio de cada una de éstas, siempre fue superior hacia *Z. tequila*; tanto para orientaciones como para acercamientos las diferencias fueron significativas (Tabla 1; $t = 2.69$, $p = 0.027$ y $t = 3.83$, $p = 0.005$, respectivamente). Para la conducta de ataque no existió una diferencia significativa ($t = 1.42$, $p = 0.19$). Los resultados completos de las conductas exhibidas por las culebras a cada pareja de ambas especies de *Zoogoneticus* se hallan en el apéndice C.

Tabla 1. Frecuencias de las conductas depredatorias exhibidas por *T. melanogaster* durante el cortejo de ambas parejas (macho y hembra) y resultados de la prueba estadística de t-pareada Grados de libertad = 8. Valor crítico de t (pareada) de tablas = 2.306 (Lehner, P,N. 1996)

Conductas depredatorias de <i>Thamnophis melanogaster</i>	<i>Zoogoneticus tequila</i> (totales , \bar{x} , d.e.)	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> (totales , \bar{x} , d.e.)	t calculada	p
Orientaciones	73 8.11 ±4.46	52 5.77 ±3.38	2.69	0.027
Acercamientos	36 4 ±2.18	23 2.55 ±1.67	3.83	0.005
Ataques	28 3.11 ±3.52	12 1.33 ±1.5	1.42	0.19
Total de las tres conductas	137 15.22 ±7.89	87 9.66 ±6.14	3.12	0.014

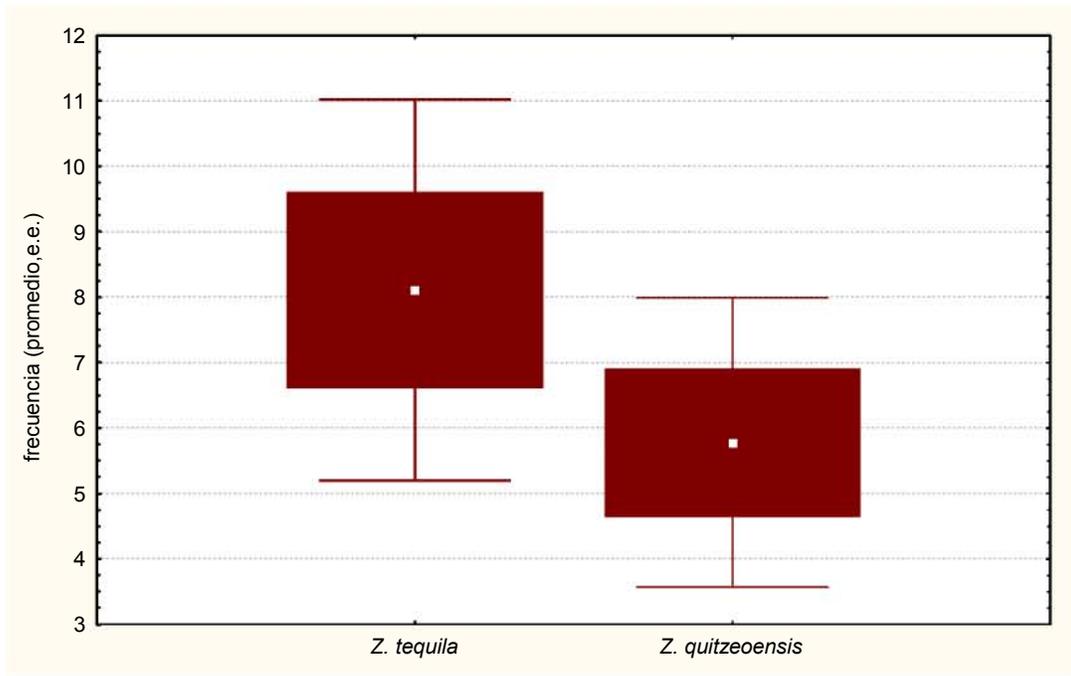


Figura 5.1.1. Orientaciones de *T. Melanogaster* durante el cortejo.

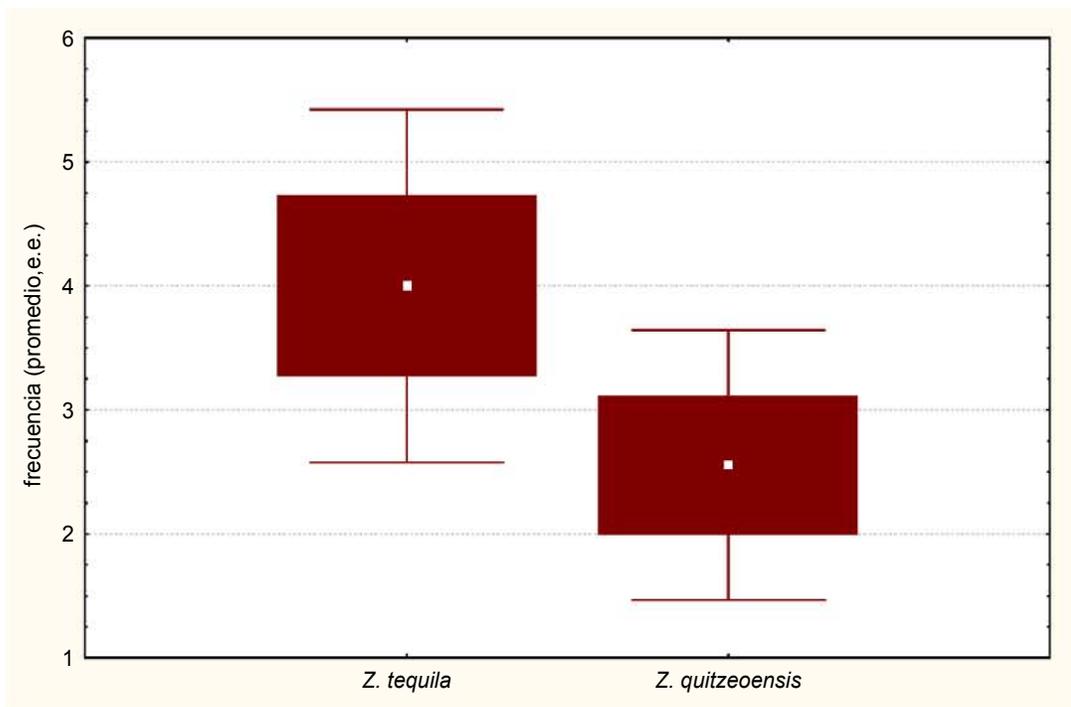


Figura 5.1.2. Acercamientos de *T. Melanogaster* durante el cortejo.

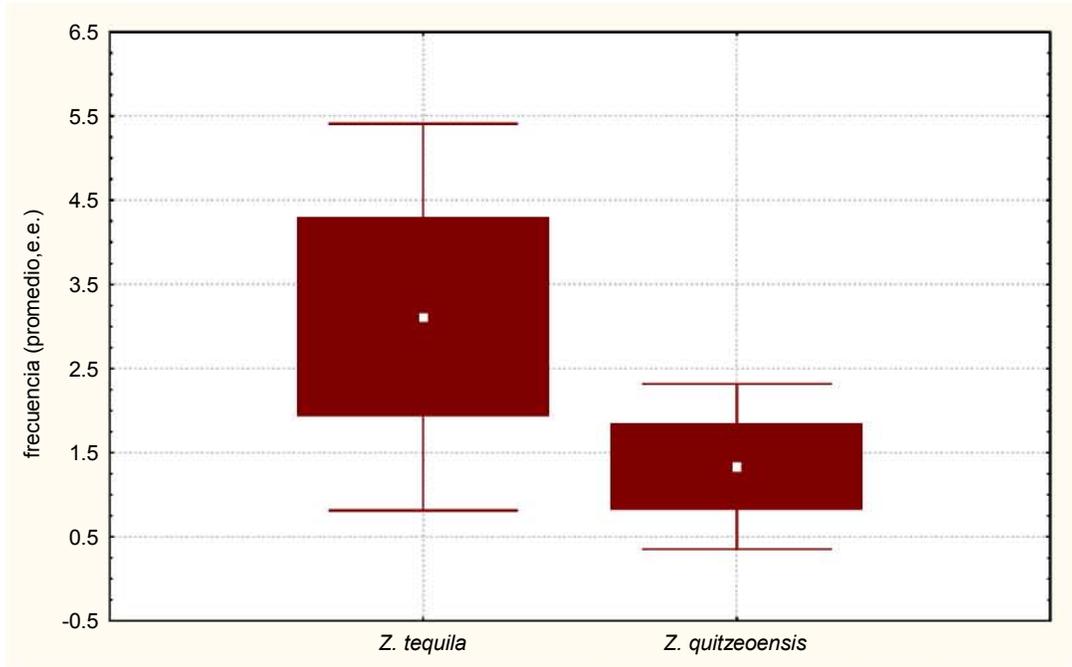


Figura 5.1.3. Ataques de *T. Melanogaster* durante el cortejo.

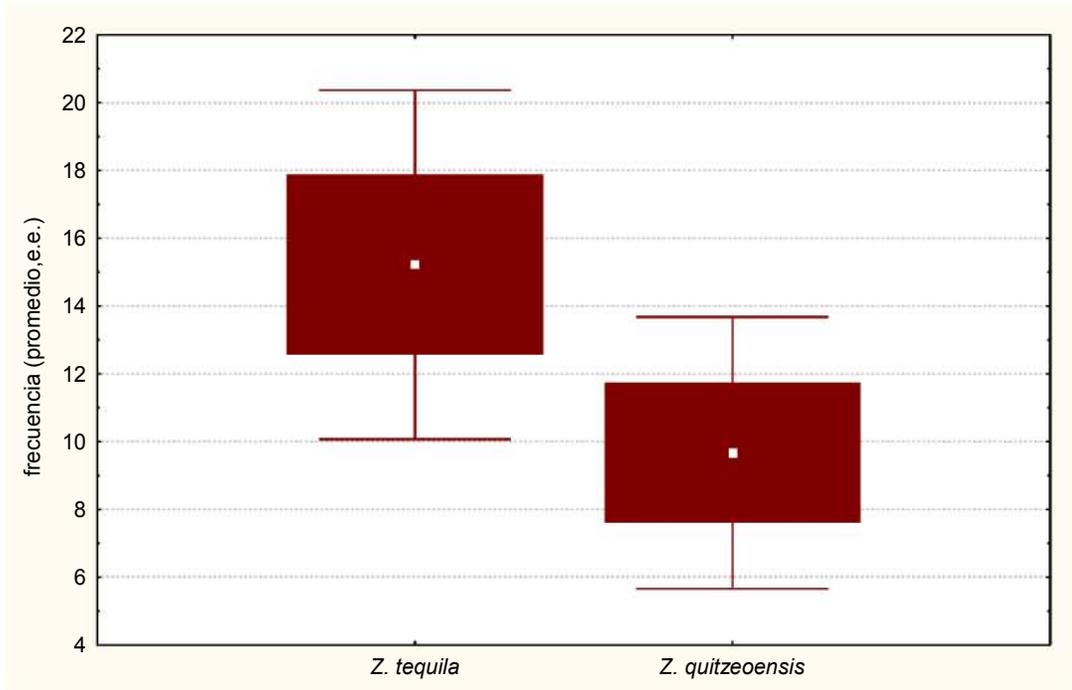


Figura 5.1.4. Total de conductas depredatorias de *T. Melanogaster* durante el cortejo.

5-2-Experimento 2-Depredación durante encuentros agonísticos.

En promedio (Tabla 2, Figuras 5-2; todas las conductas) las culebras dirigieron más conductas depredatorias hacia las parejas de machos de *Z. tequila* que hacia las parejas de machos de *Z. quitzeoensis*, esto con una diferencia significativa ($t = 2.63$, $p = 0.03$). Para cada una de las conductas exhibidas por *T. melanogaster* el promedio siempre fue superior hacia *Z. tequila*, pero sobretodo para orientaciones; para estas últimas y para acercamientos las diferencias fueron significativas ($t = 10$, $p < 0.001$ y $t = 2.93$, $p = 0.018$, respectivamente). Para la conducta de ataque, el promedio fue prácticamente el mismo y no existió una diferencia significativa ($t = 0.084$, $p = 0.93$). Los resultados completos de las conductas exhibidas por las culebras a cada pareja de ambas especies de *Zoogoneticus* se hallan en el apéndice C.

Tabla 2. Frecuencias de todas las conductas depredatorias exhibidas por *T. melanogaster* durante el combate de ambas parejas (de machos) y resultados de la prueba estadística de t-pareada para las respuestas depredatorias de *T. melanogaster* frente al combate. g.l.= 8. Valor crítico de t (pareada) de tablas = 2.306

Conductas depredatorias de <i>Thamnophis melanogaster</i>	<i>Zoogoneticus tequila</i> (totales , \bar{x} , d.e.)	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> (totales , \bar{x} , d.e.)	t calculada	p
Orientaciones	70 7.77 ±3.67	40 4.44 ±3.05	10	< 0.001
Acercamientos	29 3.22 ±1.92	15 1.66 ±2.24	2.93	0.018
Ataques	21 2.33 ±2.83	20 2.22 ±3.15	0.084	0.93
Total de las tres conductas	120 13.33 ±6.91	75 8.33 ±7.76	2.63	0.03

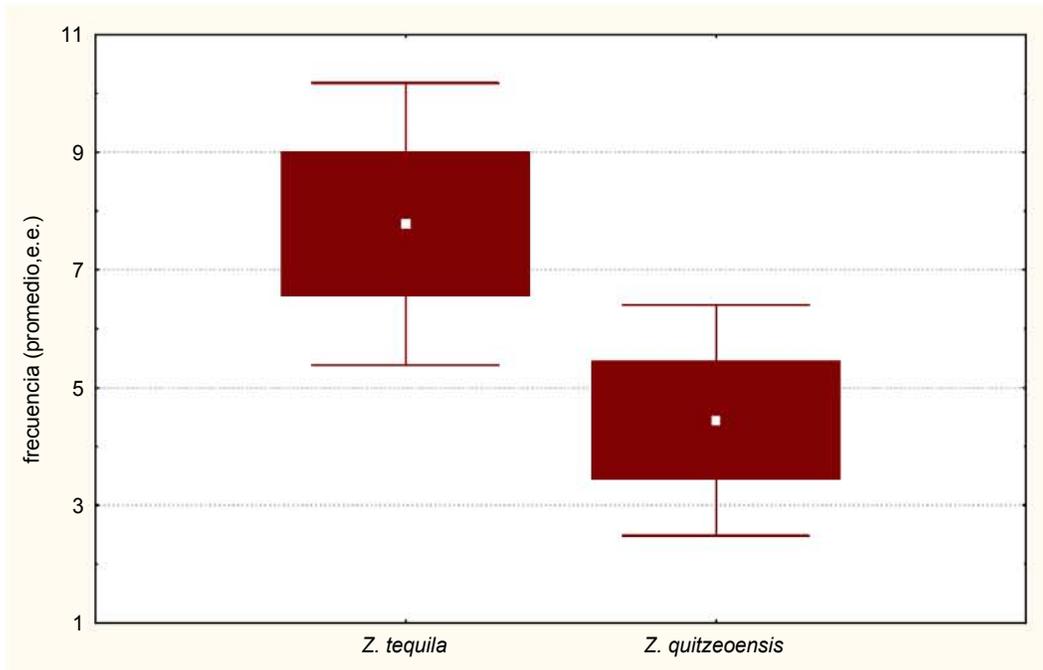


Figura 5.2.1. Orientaciones de *T. Melanogaster* durante el pleito.

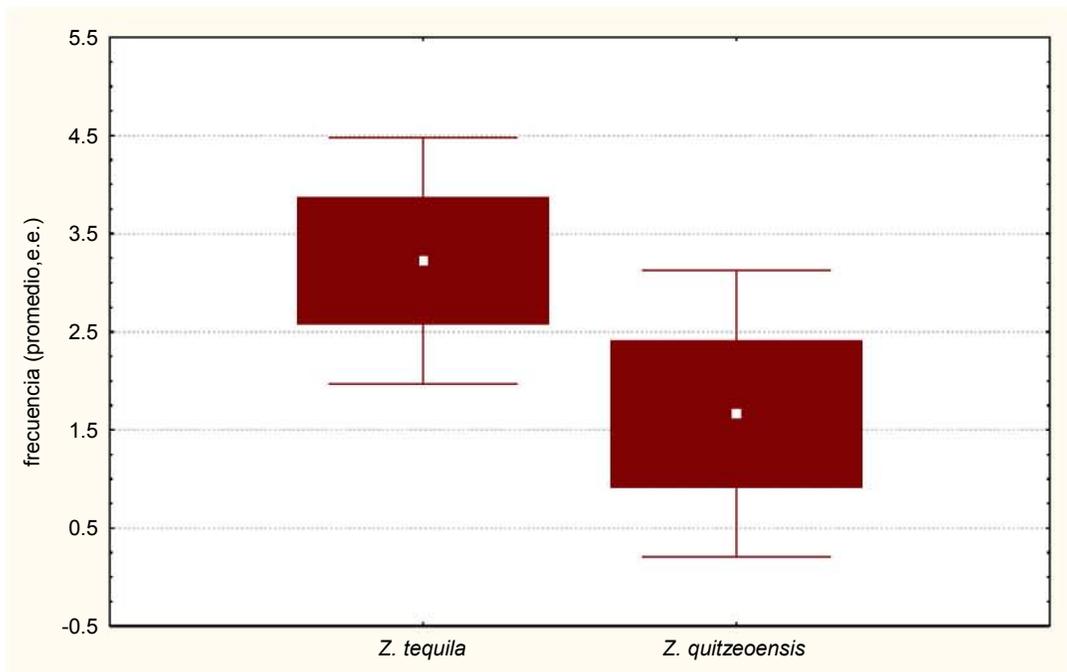


Figura 5.2.2. Acercamientos de *T. Melanogaster* durante el pleito.

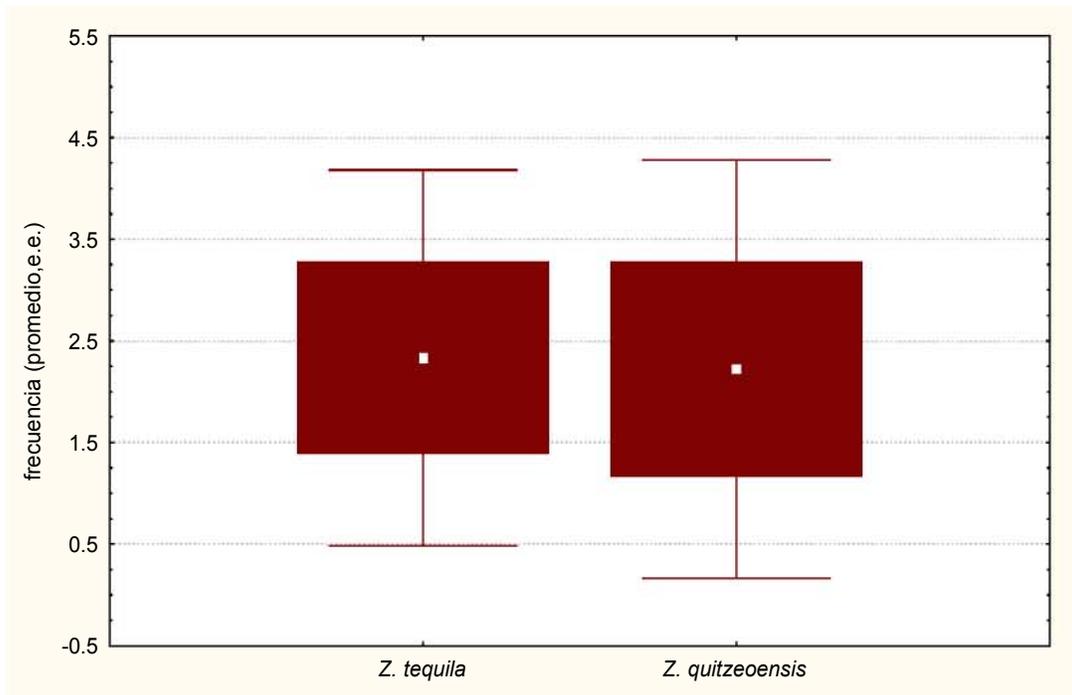


Figura 5.2.3. Ataques de *T. Melanogaster* durante el pleito.

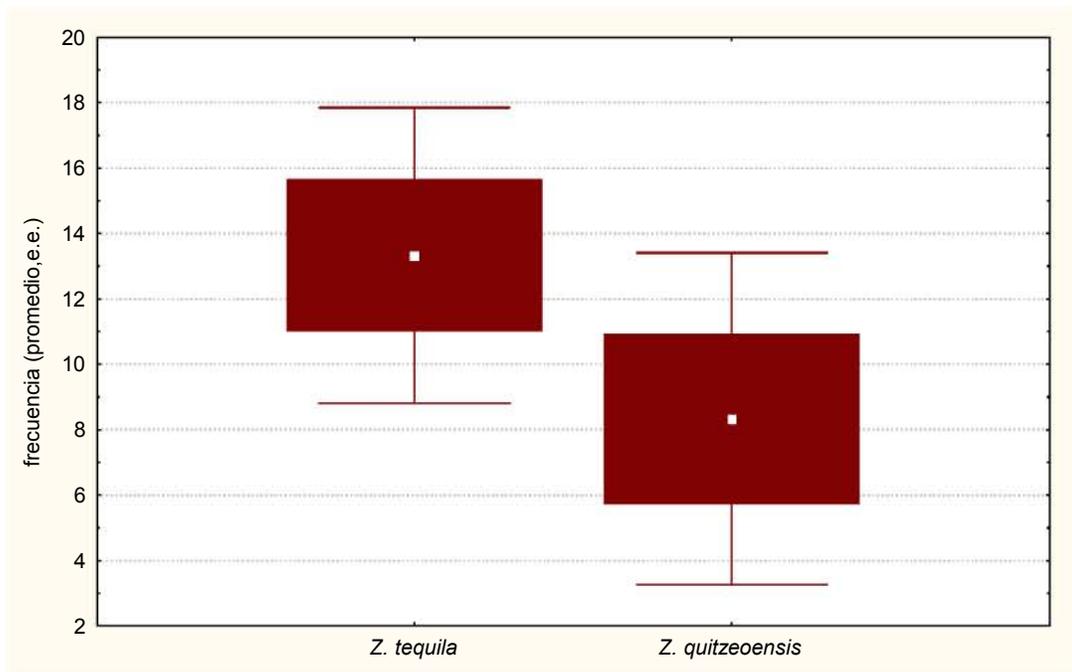


Figura 5.2.4. Total de conductas depredatorias de *T. Melanogaster* durante el pleito.

5-3-Filmaciones del experimento 1- Cortejo.

5-3-a- Frecuencias

Ambas especies de *Zoogoneticus* presentaron las mismas conductas (ver apéndice A) durante el cortejo, únicamente en *Z. tequila* no se presentó ninguna persecución. El total de los promedios de las frecuencias de las conductas exhibidas por *Z. tequila* (15 conductas contra 11) fue superior al de *Z. quitzeoensis* (tabla 3).

Las frecuencias de las conductas más utilizadas durante el cortejo (despliegues, nado sincronizado y plegamiento de aletas) mostraron diferencias significativas (despliegues; $t = 2.05$, $p = 0.037$, nado sincronizado; $t = 3.43$, $p = 0.005$ y plegamientos; $t = 3.53$, $p = 0.004$); siendo que *Z. tequila* presentó mayor frecuencia en estas conductas durante el cortejo.

En intentos de cópula, el promedio fue superior para *Z. tequila* y si mostró una diferencia significativa ($t = 3.1$, $p = 0.007$). Otra conducta muy utilizada, la de ondulaciones, presentó un promedio mayor para *Z. tequila*, pero las diferencias no fueron significativas. La conducta de figura en "S" aunque también fue más exhibida por *Z. tequila* no mostró diferencia significativa.

El restante de las conductas (ataques, persecuciones y vibraciones) presentaron un promedio de frecuencias superior para *Z. quitzeoensis* pero sólo la conducta de vibración mostró diferencias significativas a favor de éste.

Tabla 3- Frecuencias promedio de las conductas registradas durante el cortejo de los machos de ambas especies.

Frecuencias durante el cortejo	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		t	p
	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.		
Despliegues	61.6	24.1	35.9	33.9	2.05	0.037
Ondulaciones	21	12.98	16.7	29.18	0.36	0.363
Plegamientos	20.89	8.19	9.33	7.12	3.53	0.004
Nado sincronizado	13.78	10.15	2.44	2.74	3.43	0.005
Vibración	5.44	3.91	22.22	14.78	- 3.11	0.993
Figura en "S"	4	4.85	2.98	5.64	0.43	0.338
Intentos de cópula	3.33	3.12	0.11	0.33	3.1	0.007
Ataques	2.78	3.11	7.67	15.23	- 0.86	0.793
Persecuciones	0	0	5	14.63	- 1.03	0.832
\bar{x}	14.76		11.37			

5-3-b- Duraciones

El promedio total de las duraciones de las conductas exhibidas por *Z. tequila* (44 segundos) durante el cortejo fue superior al de *Z. quitzeoensis* (26 segundos), siendo que éstas fueron también más frecuentes (tabla 4).

Las duraciones de las conductas más utilizadas durante el cortejo (despliegues, nado sincronizado y plegamiento de aletas) mostraron diferencias significativas (despliegues; $t = 2.01$, $p = 0.04$, nado sincronizado; $t = 3.51$, $p = 0.004$ y plegamientos; $t = 2.53$, $p = 0.018$); siendo que *Z. tequila* presenta mayor duración de estas conductas durante el cortejo.

En intentos de cópula, aunque no muy frecuentes y de menor duración, el promedio fue muy superior para *Z. tequila* y si mostró una diferencia significativa ($t = 2.94$, $p = 0.009$).

La conducta de ondulaciones, presentó un promedio mayor para *Z. tequila*, pero la diferencia no fue significativa. La exhibición de figuras en “S” presentó una duración promedio similar para las dos especies.

El restante de la conductas (ataques, persecuciones y vibraciones) presentaron un promedio de duración mayor para *Z. quitzeoensis* pero sólo la conducta de vibración mostró una diferencia significativa a favor de este.

Tabla 4- Duraciones promedio de las conductas registradas durante el cortejo.

Duraciones durante el cortejo (segundos)	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		t	p
	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.		
Despliegues	270	165.1	121.8	146.9	2.01	0.04
Ondulaciones	38.2	25.1	30	52.4	0.37	0.359
Plegamientos	38.08	22.16	15.4	14.41	2.53	0.018
Nado sincronizado	27.13	20.07	4.46	5.78	3.51	0.004
Vibración	8.8	6.9	42.5	41	-2.55	0.983
Figura en “S”	6.04	8.05	6.04	13.11	0	0.5
Intentos de copula	4.71	4.81	0.08	0.23	2.94	0.009
Ataques	3.09	3.74	7.53	15.34	-0.77	0.768
Persecuciones	0	0	7.34	20.93	-1.05	0.838
\bar{x}	44.01		26.13			

5-3-c-Componentes principales durante el cortejo.

Con base en las matrices de datos de cada conducta observada en las filmaciones durante el cortejo, se efectuó un análisis multivariado. Gracias a este se obtuvieron dos componentes principales (Tabla 5) con sus respectivos valores para cada conducta. El primer componente es el que da cuenta de las mayores diferencias entre conductas presentadas por los individuos y el segundo componente es el que representa la mayor proporción del remanente de las diferencias individuales o de sus conductas. En el primer componente principal las conductas con valores negativos son las que muestran agresividad mientras que las conductas con valores positivos son las que marcan la insistencia en el cortejo y el apaciguamiento de señales que podrían mostrar agresión. El componente principal número dos señala que los valores negativos son de conductas de hostigamiento mientras que los valores positivos son de conductas relacionadas con la insistencia.

CP1		CP2	
F Ataque	-0.352	F Nado sincronizado	-0.414
D Ondulación	-0.342	D Nado sincronizado	-0.408
D Ataque	-0.337	F Intento de cópula	-0.393
F Ondulación	-0.327	D Intento de cópula	-0.361
D Figura en S	-0.312	F Despliegue de aletas	-0.3
D Vibración	-0.301	D Despliegue de aletas	-0.283
F Figura en S	-0.299	F Plegamiento de aletas	-0.251
F Despliegue de aletas	-0.247	D Plegamiento de aletas	-0.2
F Persecución	-0.21	D Ondulación	-0.142
D Persecución	-0.209	F Ondulación	-0.136
D Despliegue de aletas	-0.203	F Figura en S	-0.065
F Vibración	-0.194	D Figura en S	-0.029
D Plegamiento de aletas	0.017	F Ataque	0.011
F Plegamiento de aletas	0.04	D Ataque	0.021
F Nado Sincronizado	0.056	F Persecución	0.053
D Nado Sincronizado	0.057	D Persecución	0.055
F Intento de cópula	0.109	D Vibración	0.126
D Intento de cópula	0.112	F Vibración	0.198

Tabla 5. Valores de los coeficientes de los dos primeros componentes principales obtenidos para cada conducta del cortejo (D, duración; F, frecuencia).

Combinando los dos componentes (Figura 5-3) se observa que cinco de los nueve machos de *Z. tequila* mostraron un cortejo que se basa en lo elaborado de éste (Figuras en “S”, nados sincronizados y despliegues de aletas) y la insistencia (vibraciones e intentos de cópula). Por su parte siete de los nueve machos de *Z. quitzeoensis* están agrupados en un cortejo que parece ser hostigante y que presenta recurrentemente las conductas de persecución, ondulación e inclusive de ataque.

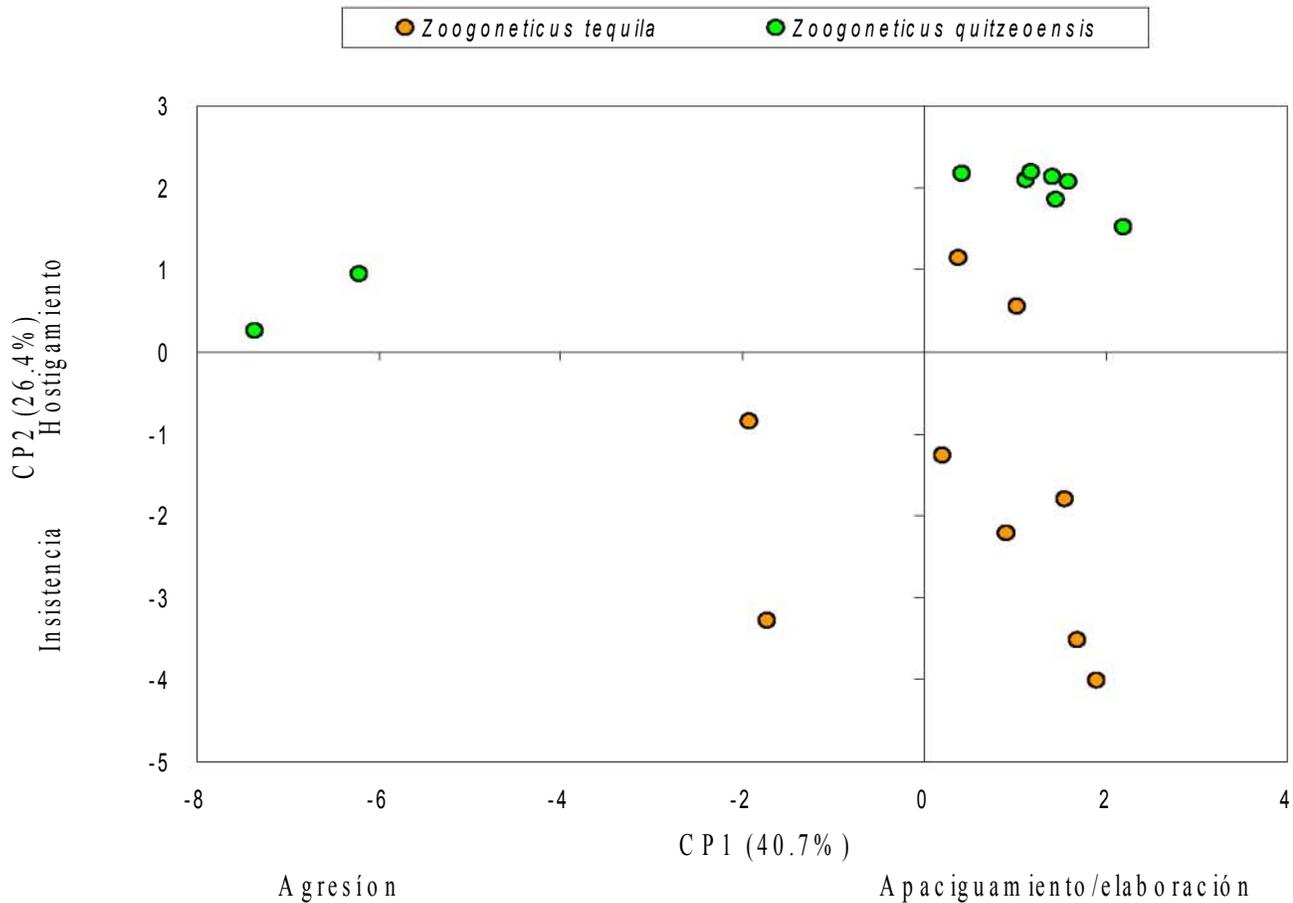


Figura 5-3. Diferenciación cualitativa entre los cortejos de ambas especies de *Zoogoneticus* (en % se da la proporción explicada para cada componente).

5-4- Filmaciones del experimento 2 - Combate.

5-4-a-Frecuencias

Tanto los machos de *Z. tequila* como los de *Z. quitzeoensis* presentaron las mismas conductas agonísticas, pero los machos de *Z. tequila* no exhibieron ningún intento de cópula. El promedio total de las frecuencias de las conductas exhibidas por *Z. tequila* fue superior al de *Z. quitzeoensis*; en promedio, un macho de *Z. tequila* exhibía 42 conductas dentro de un pleito con otro macho; mientras que un macho de *Z. quitzeoensis* exhibía en promedio 32 conductas (Tabla 6).

Las frecuencias de las conductas más utilizadas durante el conflicto (ataques, despliegues, la ondulación con aletas desplegadas) no mostraron diferencias significativas. Se presenta el mismo caso en las conductas con una frecuencia promedio inferior al promedio total. La única conducta que presentó una frecuencia con diferencia significativa a favor de *Z. tequila*, fue la de figura en "S", pero su frecuencia promedio estuvo por debajo del promedio de todas las conductas.

Tabla 6- Frecuencias promedio de las conductas registradas durante el combate del macho ganador de ambas especies.

Frecuencias durante el pleito (eventos)	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		t	p
	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.		
Ataques	80.3	86.6	120.7	130.3	-0.69	0.744
Despliegues	127.9	61.4	63.6	89.2	1.62	0.072
Figura en "S"	37.44	26.4	12.56	13.06	2.14	0.033
Intento de cópula	0	0	0.22	0.67	-1	0.827
Nado sincronizado	0.22	0.67	0.44	1.33	-1	0.827
Ondulación + despliegue	104	54.7	76.6	121.1	0.55	0.297
Ondulación + plegamiento	15.33	18.63	1.22	2.64	2.16	0.031
Persecución	50	56.6	36.4	31.2	0.62	0.277
Plegamiento	1.11	1.537	0.78	1.99	0.44	0.337
Vibración	4.78	7.48	5.22	5.76	-0.13	0.549
\bar{x}	42.12		31.77			

5-4-b-Duraciones

Durante el encuentro con otro macho, un *Z. tequila* presenta un promedio de duraciones de conductas superior al de *Z. quitzeoensis* (tabla 7).

Resalta la gran duración de los despliegues realizados por *Z. tequila*, esta conducta sí presenta una diferencia significativa con respecto a la de *Z. quitzeoensis* ($t = 3.45$ y $p = 0.004$). La única otra conducta que también presentó una diferencia significativa, fue la de figura en "S" ($t = 2.18$ y $p = 0.03$), si bien su promedio de duración fue bajo.

El restante de las conductas exhibidas no presentó diferencias significativas en sus duraciones. Pero *Z. tequila* mostró un mayor promedio en las duraciones de ambas conductas de ondulaciones y en persecuciones. Las otras conductas tuvieron mayores duraciones para *Z. quitzeoensis*.

Tabla 7- Duración promedio de las conductas registradas durante el combate del macho ganador de ambas especies.

Duraciones durante el pleito (segundos)	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		t	p
	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.		
Ataques	53.5	56.8	111.3	106.4	-1.29	0.884
Despliegues	526.8	264.7	157	128.5	3.45	0.004
Figura en "S"	59.1	38.6	20.4	20	2.18	0.03
Intento de copula	0	0	0.38	1.13	-1	0.827
Nado sincronizado	0.27	0.8	3.64	10.93	-1	0.827
Ondulación + despliegue	293.3	170.3	184.4	270.5	0.85	0.209
Ondulación + plegamiento	46.5	82.2	1.5	2.8	1.63	0.071
Persecución	67.9	74.8	45.1	45.7	0.75	0.237
Plegamiento	1.8	2.95	1.54	3.54	0.2	0.425
Vibración	4.52	6.69	15.22	24.42	-1.18	0.865
\bar{x}	105.37		54.05			

5-4-c-Componentes principales durante el combate.

Al igual que en el cortejo, se efectuó un análisis multivariado en base a las conductas agonísticas observadas en las filmaciones. Los dos componentes principales obtenidos se reportan en la tabla 8. En el primer componente principal las conductas con valores negativos son las que muestran clara dominancia de un macho sobre el otro; se ha visto que un macho sumiso trata de mimetizarse con una hembra, de allí que el macho vencedor trate de cortejarlo después del encuentro agonístico. Los valores intermedios muestran las conductas propias del combate como lo son los ataques las persecuciones y las ondulaciones, mientras que las conductas con valores positivos son las que marcan la insistencia en la intimidación remarcando las conductas de ondulación y de despliegue de aletas. El segundo componente principal señala que los mayores valores negativos también son de conductas de exhibición y de despliegues, mientras que los valores que tienden a cero refieren a conductas de sumisión/dominancia.

CP1		CP2	
D Nado sincronizado	-0.376	F Despliegues	-0.38
F Intento de cópula	-0.373	F Figura en "S"	-0.361
D Intento de cópula	-0.373	D Figura en "S"	-0.348
F Nado sincronizado	-0.355	F Ondulación + despliegue	-0.346
D Vibración	-0.345	D Ondulación + despliegue	-0.346
F Plegamiento	-0.272	F Ataques	-0.286
D Plegamiento	-0.264	D Despliegues	-0.282
F Vibración	-0.183	D Ataques	-0.259
D Persecución	-0.174	F Plegamiento	-0.151
F Persecución	-0.163	D Persecución	-0.148
D Ataques	-0.079	F Persecución	-0.145
F Ataques	0.003	F Ondulación + plegamiento	-0.145
D Ondulación + plegamiento	0.069	D Ondulación + plegamiento	-0.108
F Ondulación + plegamiento	0.087	F Vibración	-0.106
F Figura en "S"	0.089	D Plegamiento	-0.085
D Figura en "S"	0.093	F Intento de cópula	-0.074
D Despliegues	0.103	D Intento de cópula	-0.074
F Despliegues	0.118	D Nado sincronizado	-0.066
F Ondulación + despliegue	0.138	D Vibración	-0.063
D Ondulación + despliegue	0.153	f Nado sincronizado	-0.015

Tabla 8. Valores de los componentes principales obtenidos para cada conducta del combate (D, duración; F, frecuencia).

Al observar la distribución de los machos de ambas especies en la figura 5-4, hay una tendencia de los machos de *Z. tequila* a efectuar enfrentamientos que se basan más en la elaboración de señales de intimidación (ondulaciones y despliegues) que en los ataques. El conflicto en *Z. quitzeoensis* se basa más en la agresión directa (ver Tabla 7) que en la exhibición e intimidación. Si bien la mayoría los machos de *Z. quitzeoensis* se agrupan en la “zona” de agresión para el primer componente, para el segundo componente estos muestran las mencionadas conductas de dominancia/sumisión ya que el conflicto se resolvía antes de que transcurrieran los treinta minutos de observación.

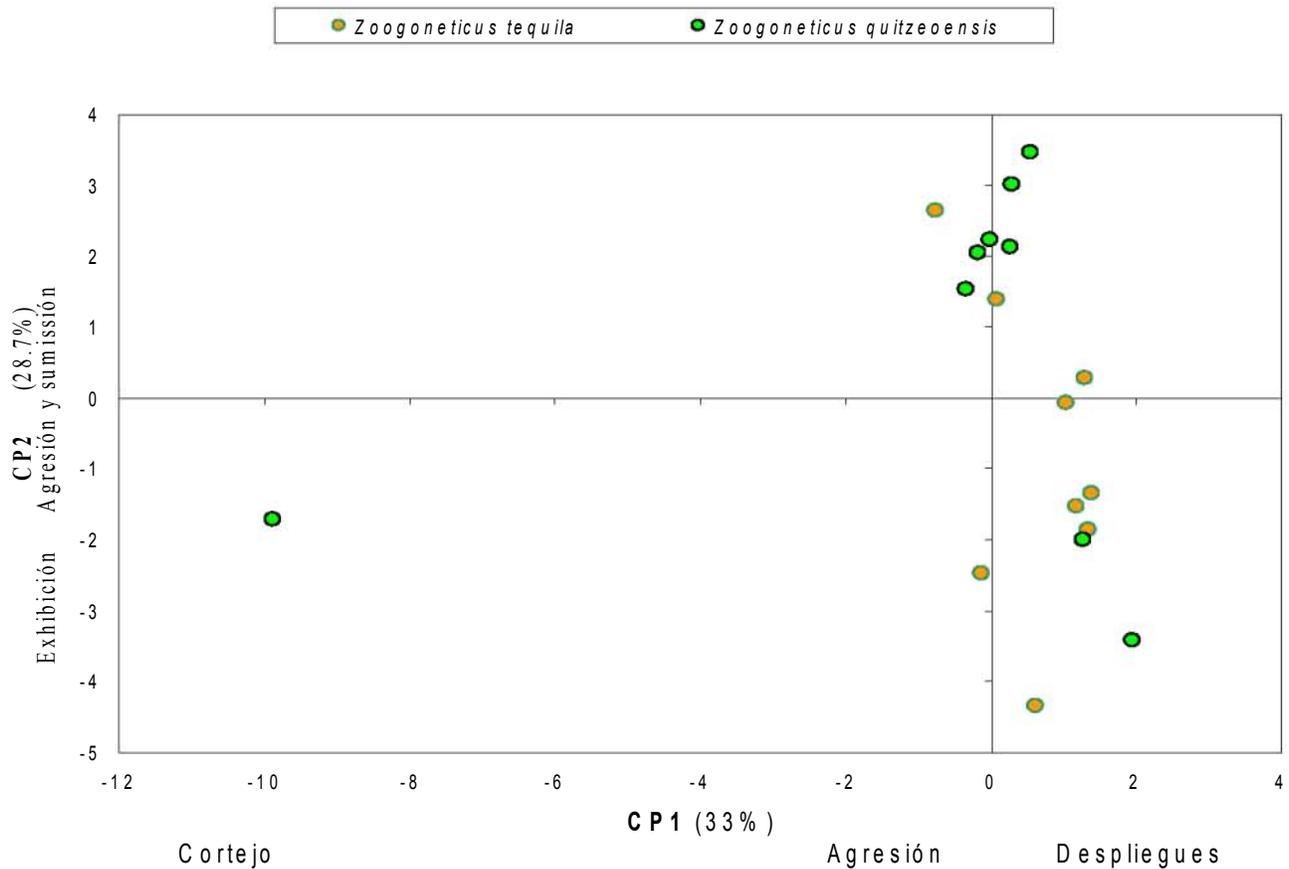


Figura 5-4. Diferenciación cualitativa entre encuentros agonísticos entre machos de ambas especies de *Zoogoneticus*.

5-5- Experimento 3-Preferencia de pareja.

5-5-a-Preferencia de las hembras de *Z. tequila*.

En este experimento se contabilizaron, durante 30 minutos, los acercamientos (eventos) de cada hembra a las bolsas con cada uno de los machos, y se registró el tiempo que pasaban estas en cercanía (la longitud de un cuerpo o menos) a cada una de las bolsas (tabla 9). En la tabla 10 se presentan los resultados estadísticos de t pareada para variables dependientes, mostrando que no hubo discriminación significativa por parte de la hembra hacia cualquiera de los dos machos presentados.

Tabla 9. Duración de acercamientos de cada hembra de *Z. tequila* a machos de ambas especies.

Hembras <i>Z. tequila</i>	Acercamientos a <i>Z. tequila</i> (n)	Duración promedio (seg.)	Total en cercanía (seg.)	Acercamientos a <i>Z. quitzeoensis</i> (n)	Duración promedio (seg.)	Total en cercanía (seg.)
A	26	5.5	144	24	6.2	149
B	7	8.3	58	3	7.7	23
C	5	8	40	31	13.4	414
D	10	32.7	327	7	10.3	72
E	5	19.6	98	15	12.7	19
F	17	6.9	117	3	9	27
G	8	6.6	53	4	33	132
H	31	11.7	363	18	11.9	208
I	7	21.1	148	2	27	54
□	4	18.8	75	8	19.9	159
\bar{x}	12	13.92	142.3	11.5	15.11	125.7
d.e.	9.51	8.85	113.3	10.08	8.81	120.78

Tabla 10. Resultados de la prueba estadística de t-pareada durante la elección de pareja para hembras de *Z. tequila*.

Grados de libertad, g.l. = 9 t (pareada) de tablas = 2.262 (Lehner, P.N. 1996)

	Acercamientos	Promedio en cercanía	Total en cercanía
t calculada	0.136	0.313	0.307
p	0.895	0.762	0.766

5-5-b- Preferencia de las hembras de *Z. quitzeoensis*.

Al igual que en el experimento anterior se contabilizaron, durante 30 minutos, los acercamientos (eventos) de cada hembra a las bolsas con cada uno de los machos, y se registró el tiempo que pasaban estas en cercanía (la longitud de un cuerpo o menos) a cada una de las bolsas (tabla 11). La tabla 12 muestra los resultados estadísticos de la prueba de t pareada para las preferencias entre machos exhibidos a las hembras de *Z. quitzeoensis*; no se encontró ninguna diferencia significativa.

Tabla 11. Duración de acercamientos de cada hembra de *Z. quitzeoensis* a machos de ambas especies.

Hembras <i>Z. quitzeoensis</i>	Acercamientos a <i>Z. quitzeoensis</i> (n)	Duración promedio (seg.)	Total en cercanía (seg.)	Acercamientos a <i>Z. tequila</i> (n)	Duración promedio (seg.)	Total en cercanía (seg.)
A	19	24.1	457	12	18.7	225
B	3	3.7	11	19	7.6	145
C	2	9	18	3	14.3	43
D	16	10.1	162	14	10.9	153
E	14	6.9	96	22	11.6	255
F	30	20	579	16	9.9	159
G	5	17.2	86	8	9.7	78
H	11	14.4	151	9	14.2	128
I	5	46	230	7	18.9	132
□	13	13.9	181	6	14.8	89
\bar{x}	11.8	16.53	197.1	11.6	13.06	140.7
d.e	8.65	12.04	184.8	6.1	3.79	64.17

Tabla 12. Resultados de la prueba estadística de t-pareada durante la elección de pareja para hembras de *Z. quitzeoensis*.

	Acercamientos	Promedio en cercanía	Total en cercanía
t calculada	0.075	0.112	1.047
p	0.942	0.293	0.322

6-Discusión

6-1- Respuesta de *Thamnophis melanogaster*.

6-1-a- Al Cortejo de dos goodeidos.

Encontramos que el cortejo de *Z. tequila* atrae más la atención de *T. melanogaster* al forrajear, que el de *Z. quitzeoensis*. Se podría pensar que ello se debe a que existen diferencias notables entre las conductas exhibidas durante el cortejo por ambas especies. Empero, una evaluación de las filmaciones realizadas (sección 5-3 de resultados) refleja que las conductas usadas en el cortejo son prácticamente las mismas en ambas especies de *Zoogoneticus*. Por otro lado, aunque los machos (y las hembras) de las dos especies desplegaron las mismas conductas, hay diferencias marcadas en las duraciones y frecuencias con que las realizan. Comparando estas frecuencias y duraciones de las conductas más utilizadas en el cortejo de los machos encontramos diferencias significativas entre *Z. tequila* y *Z. quitzeoensis*. Es posible que las culebras fueran atraídas por la coloración resaltada de los machos de *Z. tequila* durante el cortejo, pero también es probable que lo haya sido por la serie de exhibiciones natorias, más llamativas y sobre todo más prolongadas de los machos de *Z. tequila*.

El registrar por separado los diferentes componentes de la conducta de forrajeo de la culebra permitió cuantificar las diferencias en responsividad de las culebras hacia parejas cortejantes de *Zoogoneticus*. Las orientaciones y los acercamientos de *T. melanogaster* hacia las parejas de *Z. tequila* fueron más frecuentes que las evocadas por *Z. quitzeoensis*. Si bien se registraron frecuencias similares de ataques hacia ambas especies de *Zoogoneticus*, se encontró apoyo para la hipótesis de que *T. melanogaster* es más responsiva visualmente al cortejo de *Z. tequila*; el conjunto de respuestas depredatorias hacia éste sí mostraron diferencias significativas. El peso que tienen los estímulos visuales en el género *Thamnophis* y sobre todo en *T. melanogaster* ha sido puesto en evidencia en estudios previos (Drummond 1983; Drummond y Macías García 1990), a pesar que no se ha logrado

demostrar que la forma o el color de la presa juegan un papel importante en desencadenar ataques, se ha demostrado la importancia que tiene el movimiento de una potencial presa para desencadenar la conducta de forrajeo de *T. melanogaster*.

6-1-b- A los combates entre machos.

El segundo experimento demostró que las culebras también son más responsivas a la exhibición de conductas agonísticas de *Z. tequila* que a las de *Z. quitzeoensis*. De nuevo se podría pensar que existen diferencias en el repertorio de conductas presentadas por cada especie de *Zoogoneticus* durante el combate entre machos. Empero al analizar las filmaciones de este experimento (ver resultados 5-4) se hizo evidente que ambas especies de *Zoogoneticus* comparten los mismos repertorios de conducta. A diferencia del cortejo, los machos de ambas especies casi no mostraron diferencias significativas en las frecuencias de las conductas exhibidas en el combate con otro macho; de las diez conductas observadas solo una (figura en "S") presentó una diferencia significativa (*Z. tequila* > *Z. quitzeoensis*). Sin embargo fue la duración de las conductas agonísticas lo que presentó mayores diferencias significativas. En promedio, el combate entre los machos de *Z. tequila* duró prácticamente el doble que el de *Z. quitzeoensis*. Como en el caso del cortejo, los machos de *Z. tequila* fueron más llamativos durante más tiempo para *T. melanogaster*. Al contrario, los machos de *Z. quitzeoensis* no desplegaban tanto tiempo y pasaban a la agresión (escalaban el encuentro) más rápidamente (mordidas) por lo que el conflicto se resolvía brevemente.

6-2- Consecuencias de tener conductas sociales más llamativas.

La evolución de los caracteres seleccionados sexualmente es limitada por una variedad de factores que balancean a la selección sexual. La depredación es una fuerza seleccionadora que puede actuar durante el cortejo (Andersson 1994). La competencia por un territorio o una pareja también pueden aumentar el riesgo de ser depredado pero también aumenta la mortalidad debido al conflicto entre machos (Magnhagen 1991). El exhibir caracteres puede incrementar el éxito reproductivo,

pero los costos que conllevan pueden ser elevados; acarrear un mayor gasto energético y una mayor susceptibilidad a ser parasitado (Andersson 1994).

El macho de *Zoogoneticus tequila*, al cortejar y al pelear, es observado y se expone por más tiempo a las culebras *Thamnophis* u otros depredadores potenciales, aumentando el riesgo de que la pareja sea blanco de depredación. En estudios de preferencia de presas en *T. melanogaster*, se demuestra una cierta capacidad discriminatoria entre diferentes presas y un cierto grado de aprendizaje selectivo hacia algunas presas potencialmente peligrosas (Drummond y Macías Garcia 1984; Macías Garcia y Drummond 1990). Si estas pueden, con el paso del tiempo y la acumulación de experiencias, elegir de entre varias opciones a la(s) presa(s) menos peligrosa(s), podrían también aprender a reconocer a *Z. tequila* como una presa más fácil o que al menos es más probable que durante interacciones sociales, estas parejas sean más conspicuas que la de su congénere *Z. quitzeoensis*.

Una tasa elevada de depredación hacia los machos disminuirá en cierta manera las oportunidades de apareamiento de las hembras; estas pueden “relajar” sus preferencias y buscar a machos con ornamentos menores (caracteres sexuales secundarios) y/o que presenten un cortejo menos vigoroso (Partridge y Endler 1987; Macías Garcia et al 1998). Si el riesgo de depredación aumenta el peligro derivado de un cortejo elaborado, puede haber una menor oportunidad de elección de pareja por parte de la hembra, debilitando la acción de la selección sexual (Andersson 1994). En *Z. quitzeoensis* parecería que la selección sexual impuesta por la hembra no es tan intensa como en *Z. tequila*; sus hembras no requieren de un cortejo muy energético y duradero, lo cual se traduce en un menor riesgo de los machos a ser depredados y presumiblemente un menor gasto energético. En estudios demográficos y conductuales en el pez Guppy (*Poecilia reticulata*) se demostró que ante una mayor intensidad de depredación los machos desarrollan menos sus ornamentos y las hembras son menos discriminantes (Partridge y Endler, 1987).

Parecería entonces que *Z. tequila* enfrenta una baja o moderada presión de depredación; las hembras ejercen una mayor selectividad en su preferencia de machos más ornamentados o con un cortejo más elaborado. Estas características de

los machos respetan la teoría de los “genes buenos”, al invertir en pigmentaciones y energía para el cortejo pueden ver mermada su viabilidad pero las hembras se verán beneficiadas (y su descendencia) al aparearse con estos machos que a pesar de estos detrimentos muestran calidad o viabilidad (Borgia 1986; Macías Garcia et al. 1994 y 1998).

6-3- Un aislamiento reproductivo precigótico incipiente.

El experimento de elección de pareja no arroja evidencia de que las hembras de ambas especies de *Zoogoneticus* sean capaces de reconocer a los machos de su propia especie. Es posible que los mecanismos de aislamiento reproductivo post-zigótico sean funcionales entre ambas especies debido a las diferencias genéticas (ver características de cariotipos en la introducción). Pero el potencial de entrecruza de *Z. tequila* y *Z. quitzeoensis* es latente; aunque la resultante hibridización fuera no viable (o con una muy baja adecuación). Una consecuencia importante de esta falta de reconocimiento de especie, sería la posible interferencia, durante el cortejo, que acarrearía una disminución de las oportunidades de reproducirse con un miembro de su propia especie para la especie menos abundante (inevitablemente *Z. tequila*).

6-4- Consecuencias ecológicas.

La susceptibilidad de los machos de *Z. tequila* a una mayor depredación y de las hembras a perder oportunidades de aparearse con machos de su especie inevitablemente repercutirá en la demografía de una población dada. Varios estudios mostraron que la fertilidad de las hembras se relaciona con la capacidad de elegir entre un cierto número de potenciales parejas (Macías Garcia et al, 1998). En *Girardinichthys multiradiatus* la fertilidad de la hembra se ve reducida al tener acceso a pocos machos o a machos que no cumplieran con el “requisito” de un cortejo energético y elaborado (Macías Garcia et al. 1998). También se notó un aumento en la infertilidad de las hembras que perdían oportunidades de reproducirse. En *Z. quitzeoensis* se vio el mismo efecto (de falta de receptividad) en una hembra

que no tuvo acceso a ningún macho de su especie por tres meses (obs.pers.) por lo que el costo de no aparearse oportunamente, por ejemplo como consecuencia de interferencia en el cortejo, sería substancial en éste género.

Existen varias posibles causas de extinción natural (Eguiarte y Piñero, 1999). Una de ellas es la catastrófica, que ocurre cuando una perturbación física importante destruye o cambia el ambiente. Otra es la estocasticidad demográfica, que ocurre en poblaciones de tamaño muy pequeño donde el número de descendencia y la longevidad de un individuo de esta población son componentes azarosos; por azar puede darse el caso, en un lapso de varias generaciones, de que los individuos de esta población dejen pocos hijos y se extinga así esta población. En poblaciones con bajas densidades, el efecto Allee (1931) (Courchamp et al. 1999) es más marcado; a nivel de reproducción se traduce en la disminución de la probabilidad de encontrar pareja y en un aumento en la probabilidad de ser depredado. La mayor consecuencia en una población de este efecto radica en la existencia de un umbral de densidad por debajo de cual aumenta el riesgo de extinción local. Las especies sujetas a un fuerte efecto Allee son más susceptibles a colapsos poblacionales con solo una pequeña modificación en la mortalidad, aumento o aparición de nuevos depredadores, o modificaciones del medio. Creemos que *Z. tequila* podría enfrentar un riesgo de este tipo en las localidades del río Teuchitlán/presa de la Vega, donde prevalece *Z. quitzeoensis*. Dadas las condiciones de degradación del hábitat, el saqueo y la presencia de *Z. quitzeoensis*, *Z. tequila* enfrenta una suma de factores que en buena medida le obstaculizan la recolonización del río.

7-Conclusión

El riesgo de los machos a ser depredados, al cortejar o al enfrentarse a otro macho por acceder a hembras o territorios, se verá en aumento si las conductas involucradas en estas interacciones sociales son llamativas o prolongadas. La morfología (caracteres sexuales secundarios) involucrada es también un factor de atención al enfrentar depredadores visualmente guiados. La selección sexual impuesta por la hembra puede, como lo plantea el modelo de Fisher, ocasionar un incremento en el desarrollo de conductas y caracteres que llegan a actuar en detrimento de los machos. Los riesgos que conlleva para *Zoogoneticus tequila* realizar un cortejo vistoso y elaborado, le pueden asegurar a los machos una mayor aceptación por las hembras (éxito reproductivo) de acuerdo con las teorías de los impedimentos ("handicap") sobre todo aquellas basadas en ornamentos como indicadores de "genes buenos". La culebra *Thamnophis melanogaster*, puso en evidencia el incremento en los riesgos a los que se ve expuesto *Z. tequila* presumiblemente por poseer ornamentos y ritmos de cortejo más llamativos que los de su congénere *Z. quitzeoensis*.

Aunado a estas causas intrínsecas de *Z. tequila* a ser potencialmente más depredado y a invertir más en sus conductas sociales, que acarrear consecuencias demográficas, existen varias causas antropogénicas que afectan seriamente a esta especie. La localidad tipo (río Teuchitlán) presenta turbidez y sedimentos, además hospeda al menos cuatro especies introducidas que se cree que fueron en parte causantes de la desaparición de *Z. tequila*. También ha habido intensas colectas por parte de académicos y para acuarios de ornato (Webb y Miller 1998, De la Vega-Salazar et al. 2003a). Esta como muchas otras especies se ve amenazada por la fragmentación de su hábitat, como lo es la creación de un balneario en el río Teuchitlán.

Como la especie se creía extinta su estatus no ha sido actualizado, para ayudar a su conservación, es prioridad que se le diagnostique como especie en peligro de extinción, que se tomen medidas para su protección y que se proteja de subsecuentes saqueos. La reproducción exitosa de *Z. tequila* que se ha logrado en

cautiverio, tiene que dar paso a un proyecto de reintroducción. La reproducción en cautiverio, simulando a un medio parecido al natural puede ayudar al refinamiento de conductas indispensables para la supervivencia en la naturaleza como son, las capacidades de forrajeo y reconocimiento de depredadores (Kelley, Magurran y Macías Garcia, 2005□

Referencias

- Andersson, M.B. & J.W. Bradbury. 1987. *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. Life Sciences Research Reports.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Bateson, P.P.G., P.H. Klopfer & N.S. Thompson. 1993. *Perspectives in Ethology*. Vol. 10. *Behavior and Evolution*. Plenum Press.
- Borgia, G. 1986. *Selección sexual en los pájaros jardineros*. Scientific American. Vol. 116: 60-69.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T. & Grenfell Bryan. 1999. *Inverse density dependence and the Allee effect*. TREE. Vol 14. 10: 405-410.
- Darwin, C. 1859. *El Origen de las Especies*. Editorial Bruguera. 1972. Barcelona.
- Darwin, C. 1871. *El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo*. 1964. Editorial Diana. México.
- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- De la Vega-Salazar, M., E.G. Ávila-Luna y C. Macías García. 2003a. *Threatened fishes of the World: Zoogoneticus tequila Webb & Miller 1998 (Goodeidae)*. Environmental Biology of Fishes 68:14.
- De la Vega-Salazar, M., E.G. Ávila-Luna y C. Macías García. 2003b. *Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, Zoogoneticus and Skiffia*. Biodiversity and Conservation 12: 2043-2056.
- Drummond, H. 1979. *Stimulus control of amphibious predation in the northern water snake (Nerodia s. sipedon)*. Z. Tierpsychol., 50, 18-44.
- Drummond, H. 1983. *Aquatic Foraging in Garter Snakes: a comparison of specialists and generalists*. Behaviour. 86 (1):1-30.
- Drummond, H., Macías García, C. 1984. *Aprendizaje adaptativo en serpientes y la aproximación etológica*. Revista Mexicana de Análisis de la Conducta, Vol.10, Núm.2. pp.175-192.
- Eguiarte L.R. y D. Piñero .1999. *Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos*. En *La Evolución Biológica*. Eds. Nuñez-Farfan, J. y L. E. Eguiarte. U.N.A.M. pp:371-398.

- González Zuarth. C., Macias García, C. 2005. *Phenotypic Differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of Giarardinichthys multiradiatus*. Proc. R. Soc.B. 273: 301-307.
- Gould, J.L.& C.G. Gould.1996. *Sexual Selection. Mate Choice and Courtship in Nature*. Scientific American Library.
- Grafen, A. 1990. *Biological Signals as Handicaps*. J. Theor. Biol. 144:517-546.
- Grudzien,T.A., White, M.M. & Turner, B.J. 1992. *Biochemical Systematics of the viviparous Fish Family Goodeidae*. Journal of Fish Biology. 40:801-814.
- Kelley, J.L., Magurran, A.E. & C. Macias García. 2005. *The influence of rearing experience on the behaviour of an endangered Mexican fish, Skiffia multipunctata*. Biological Conservation. 122: 223-230.
- Kelly, C.D. & Godin, J.G. 2001. *Predation risk reduces male-male sexual competition in the Trinidadian guppy (Poecilia reticulata)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 51:95–100.
- Lehner, P.N.1996.*Handbook of Ethological Methods*. Cambridge University.
- Lozoya, H.1988. *Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcánico (Thamnophis melanogaster)*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Macias García, C. & Drummond, H. 1988. *Seasonal and Ontogenetic Variation in the Diet of the Mexican Garter Snake, Thamnophis eques, in Lake Tecocomulco, Hidalgo*. The Journal of Herpetology. Vol. 22(2):129-134.
- Macias García, C. & Drummond, H. 1990. *Population differences in fish-capturing ability of the Mexican Garter Snake (Thamnophis melanogaster)*. The Journal of Herpetology. Vol. 24(4):416-418.
- Macias García, C. 1993. *Una panorámica sobre selección sexual*. En *Tópicos de Biología Evolutiva*. Eds. Nuñez-Farfan, J. y Cordero, C. Centro de Ecología. UNAM.

- Macias García, C., Jiménez, G. & Contreras, B. 1994. *Correlational Evidence of a Sexually-Selected Handicap*. Behav. Ecol. Sociobiol (1994) 35:253-259.
- Macias García, C. & Drummond, H. 1995. *Components of visual prey recognition by the Mexican aquatic Garter snake, *Thamnophis melanogaster**. Ethology. Vol.101:101-111.
- Macias García, C., E. Saborio & C. Berea. 1998. *Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish*. *70new Journal of Fish Biology* 53 (sup A), 104-117.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. TREE. 6:183-186.
- Magurran, A.E. & Seghers, B. H. 1990. *Risk Sensitive Courtship in the Guppy (*Poecilia reticulata*)*. *Behaviour* 112:194-201.
- Magurran, A.E. & Macias García, C. 2000. *Sex differences in behavior as an indirect consequence of mating system*. *Journal of Fish Biology*. 57:839-857.
- Maynard Smith, J. 1987. *Sexual Selection. A Classification of Models*. En *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. Eds. Bradbury, J.W. and M.B. Andersson. Pp.9-20. Life Sciences Research Reports.
- Mc Farland, D. 1993. *Animal Behaviour*. Longman.
- Monod, J. 1970. *Le Hasard et la Nécessité*. Editions du Seuil. Paris.
- Olson, V.A. & Owens, I.P.F. 1998. *Costly Sexual Signals: are Carotenoids rare, risky or required?*. TREE. 13:510-514.
- Partridge, L. & Endler, J. A. 1987. *Life History Constraints in Sexual Selection*. En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. Andersson, M.B. & J.W. Bradbury (Eds). Life Sciences Research Reports. pp. 265-277.
- Ritchie, M. G. y C. Macías García. 2005. *Explosive speciation in a cricket*. *Heredity*. 95. pp: 5-6.
- Ruiz Gutierrez R. 1999. *Especiación: teorías, modelos y polémicas*. En *La Evolución Biológica*. Eds. Nuñez-Farfan, J. y L. E. Eguiarte. U.N.A.M. pp:203-229.

- Sih, A. 1994. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour. *Jour. Fish Biol.* 45 (Suppl A):111–130.
 - Slater, P.J.B. 1985. *Introducción a la Etología*. Ed. Grijalbo. México.
 - Tinbergen, N. 1953. *Social Behavior in Animals*. Methuen Press. London.
 - Turelli, M., Barton, N.H. y Coyne, J.A. 2001. *Theory and Speciation*. TRENDS in Ecology & Evolution. Vol.16.No.7.pp:330-343.
 - Uy, J.A.C. & Borgia, G. 2000. *Sexual Selection drives rapid divergence in Bowerbird display traits*. *Evolution*, 54(1):273-278.
 - Webb, S.A. & Miller, R.R. 1998. *Zoogoneticus tequila, A new Goodeid Fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca Drainage of Mexico, and a Rediagnosis of the Genus*. *Occ. Papers. Mus. Zool. Univ. Mich.* 725:1-23.
 - Zahavi, A. & Zahavi, A. 1997. *The Handicap Principle: A missing piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press.
-
- NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
http://www.ine.gob.mx/ueajei/peces3_3.html

Apéndice A

1 - Repertorio de conductas observadas en *Zoogoneticus tequila* y *Zoogoneticus quitzeoensis*.

Despliegue de aletas:

Contexto:

Se ha observado que tanto machos como hembras realizan los despliegues en encuentros agresivos: no siempre son seguidos de pelea (mordiscos), pero toda pelea es antecedida por estos despliegues. Los machos también realizan el despliegue de aletas al iniciar (y durante) el cortejo.

Postura del cuerpo:

Ocurre un despliegue de las aletas dorsal, ventral y caudal. El despliegue de aletas, por lo general, se lleva a cabo con el cuerpo ligeramente inclinado hacia arriba ($10/15^\circ$) en su parte anterior. Cuando antecede a una pelea, suele observarse una ligera apertura del opérculo branquial; esto siempre dirigido hacia el frente del adversario.

Posición con respecto a otros peces:

El individuo que efectúa el despliegue de aletas tiende a posicionarse siempre hacia el frente o los costados del individuo a cual se le exhibe (macho o hembra) y manteniendo el mismo nivel de éste en la columna de agua. Los dos individuos tienden a estar cabeza con cabeza, pero también se puede ver que se posicionen cabeza con cola.

Coloración:

En los machos las bandas de carotenoides se hacen conspicuas; en las aletas caudal, dorsal y ventral en *Z. tequila* y en las aletas dorsal y ventral para *Z. quitzeoensis*. Esta conducta puede ser acompañada, sobretodo en machos, por el fuerte y rápido oscurecimiento del cuerpo (que puede abarcar de la mitad posterior

del cuerpo a casi toda la totalidad de este), esto puede llegar a ser observado en algunas hembras. Esta marcada pigmentación se da tanto en cortejo como en conductas agonísticas. En éstas últimas se oscurece la pigmentación del ojo.

Movimientos:

Las aletas pectorales se usan para maniobras en espacios cortos. Durante el despliegue el individuo puede permanecer estático o acercarse a otro pez lateralmente o por el frente.

Plegamiento de aletas

Contexto:

Durante el inicio del cortejo solo el macho presenta las aletas plegadas hacia el costado opuesto del individuo cortejado (puede ser tanto una hembra como un macho). En cualquier otro contexto social el plegamiento de aletas se da en cualquier individuo que se halle en una postura sumisa.

Postura del cuerpo:

Las aletas dorsal y ventral se hallan total o parcialmente plegadas hacia el cuerpo o hacia un flanco. De igual manera las aletas pélvicas se pliegan hacia el cuerpo y la aleta caudal puede presentarse ligeramente plegada.

Posición con respecto a otros peces:

Un macho al cortejar y plegar sus aletas suele colocarse al mismo nivel que la hembra, generalmente hacia el frente de esta, tomando una posición casi perpendicular. Un macho durante un encuentro agonístico con otro macho (y ocasionalmente con una hembra) puede buscar terminar este encuentro plegando sus aletas y disminuyendo su coloración.

Coloración:

Durante el plegamiento de aletas no suele haber coloración resaltada. Sobre todo en el caso de *Z. quitzeoensis* el macho cortejante esconde parcialmente las bandas de carotenoides de las aletas dorsal y ventral al acercar estas aletas al cuerpo.

Movimientos:

Las aletas pectorales se usan para maniobras en espacios cortos. Durante el despliegue el individuo puede permanecer estático o acercarse a otro pez lateralmente o por el frente. Durante el cortejo este plegamiento puede ser acompañado por rápidas y breves ondulaciones del cuerpo. Posteriormente a un combate (ya sea contra un macho o una hembra) el macho que se somete (pliega la aletas) busca evadir a su adversario y tiende ubicarse cerca de la superficie o en el fondo.

Ondulación

Contexto:

Se da únicamente durante un combate y es más marcada en machos. Consiste en breves pero fuertes movimientos laterales de todo el cuerpo sin que este avance o retroceda. Las ondulaciones durante un pleito son previas a la agresión (mordidas y alternancia de estas). Las ondulaciones se dan entre machos, entre hembras o entre un macho y una hembra. Pero esta conducta es más frecuente en hembras de *Z. quitzeoensis* que en las de *Z. tequila*.

Postura del cuerpo:

La ondulación mayoritariamente se presenta con un despliegue de las aletas dorsal y ventral, también se suele observar este movimiento ondulatorio acompañado del plegamiento de estas aletas.

Posición con respecto a otros peces:

Por lo general los adversarios se orientan de manera anti-paralela (cabeza contra cola) se alternan en las ondulaciones que realizan, o pueden estar alineados cabeza con cabeza y más rara vez de manera perpendicular.

Coloración:

Por lo general en machos la pigmentación se halla muy marcada, contrastando las bandas de carotenoides con el oscurecimiento del cuerpo. En ambas especies, durante la ondulación del cuerpo, se observa un oscurecimiento del cuerpo (en ambos sexos).

Movimientos:

Los peces buscan ubicarse sobre los flancos del adversario, pueden estar ligeramente por debajo o por encima de este. Usualmente inclinan la cabeza hacia arriba o abajo, el cuerpo también puede estar inclinado hacia un costado inclusive tomando una inclinación cercana a los 45°.

Figura en “S “

Contexto:

Este despliegue siempre ocurre en un contexto de combate y es previo a un ataque (mordida). Durante el cortejo la hembra suele realizar esta figura en S con las vibraciones, esto sucede cuando la hembra rechaza al macho o previo a que esta lo ataque.

Postura del cuerpo:

La figura en “S”, consiste en una contorción del cuerpo del individuo tomando una forma de S (al ser visto por arriba). Se presenta un despliegue de aletas aunado con ligeras vibraciones del cuerpo y una apertura de los opérculos.

Posición con respecto a otros peces:

Los oponentes pueden estar en posición perpendicular o paralela (cabeza con cola o cabeza con cabeza), casi siempre ubicándose a la misma altura.

Coloración:

No suele haber ninguna coloración resaltante.

Movimientos:

La figura en "S" se acompaña de ligeros movimientos de vaivén (de atrás hacia delante y se repite)

Cópula

Contexto:

El macho intenta copular a la hembra inclusive sin previo cortejo, pero esta rompe el "abrazo" inmediatamente.

Posición con respecto a otros peces:

El macho se ubica ligeramente por debajo y por un costado de la hembra con las aletas plegadas

Coloración:

No suele haber ninguna coloración resaltante.

Movimientos:

El macho se ubica de manera paralela a la hembra y realiza movimientos rápidos de acercamiento; al estar muy cercano a ella, intenta un "abrazo" con las aletas dorsal y ventral para sujetarla; se observa un pliegue (en forma de embudo) de la aleta anal en sus primeros radios.

Ataque (mordida)

Contexto:

Se da en un contexto de agresión, o previo al cortejo por parte de la hembra. Es precedido por un largo periodo de ondulaciones. En casos donde no se ha marcado dominancia entre adversarios (del mismo sexo o de sexos opuestos), las mordidas se dirigen hacia el costado del adversario. *En Z. quitzeoensis* se notó una mayor agresividad de las hembras

Postura del cuerpo:

El pez que va a morder suele tener una posición en "S" previo al ataque y presenta un despliegue de sus aletas y una apertura de los opérculos.

Posición con respecto a otros peces:

Los adversarios suelen estar de manera paralela (al igual que en la ondulación), justo antes de morder el atacante se ubica perpendicularmente a su adversario, buscando el costado de este.

Coloración:

Por lo general en machos la pigmentación se halla muy marcada (sobre todo si ha habido un largo periodo de ondulaciones previas al combate), contrastando las bandas de pigmentadas con el oscurecimiento del cuerpo y de los ojos.

Movimientos:

Los peces se ubican de manera paralela o anti-paralela, muestran un despliegue de aletas con marcadas ondulaciones que se alternan entre los adversarios. Después de varios minutos uno de los individuos se ubica de manera perpendicular al otro, lo muerde y retoma su posición paralela dando lugar a que el otro pez pase al ataque, se observa una alternancia en los ataques, hasta el punto en que uno de los individuos pliega sus aletas (pierde su coloración oscura, si la

tuvo) y emprende una huida a algún rincón del tanque o inclina el cuerpo entre 30 y 45°, con la cabeza hacia arriba.

Si dos machos se vieron involucrados, el que se somete llega a mimetizarse con una hembra; disminuyendo toda su coloración y resaltando las manchas oscuras en la zona ventral y en el pedúnculo que son propias de la hembra.

Persecución

Contexto:

Se da en un contexto de agresión habiendo un individuo (ya sea macho o hembra) con marcada dominancia sobre otro.

Postura del cuerpo:

El atacante pliega sus aletas dorsal y ventral y se impulsa rápidamente con la aleta caudal. El individuo sometido no presenta ninguna pigmentación, salvo que se trate de un macho que haya perdido un enfrentamiento; este presenta una pigmentación semblante a la de una hembra.

Posición con respecto a otros peces:

El atacante suele acercarse a su blanco por el costado o por la parte posterior buscando morder el flanco en la zona ventral o a la aleta caudal.

Coloración:

No se nota ninguna coloración resaltada, a menos que esto suceda justo después de un encuentro prolongado y con ondulaciones previas; en este caso generalmente el pez que marco su dominancia sigue presentando la coloración oscura en el cuerpo.

Movimientos:

Ocurre una serie de persecuciones muy rápidas, el individuo dominante siempre tratando de dar alcance al vencido para morderlo. El vencido por su parte trata de huir hacia el fondo (para ocultarse detrás de un obstáculo) o se queda estático en la superficie con la cabeza inclinada hacia arriba.

2 - Repertorio de conductas depredatorias observadas en *Thamnophis melanogaster*. (Drummond, 1979)

Orientación: Una orientación ocurre cuando hay una rápida proyección de la cabeza que la coloca en una posición terminal que apunta hacia o por encima del objeto estímulo. La orientación se dan tanto fuera o dentro del agua.

Acercamiento: Generalmente el acercamiento se desencadena después de una o varias orientaciones y consiste en un rápido movimiento hacia el estímulo, se puede acompañar de búsqueda con el hocico abierto u otras orientaciones.

Ataque: La culebra acuática efectúa un ataque, dentro o fuera del agua, abriendo las mandíbulas y proyectando rápidamente la cabeza hacia delante o los costados.

Apéndice B

1-Resultados del Análisis de las filmaciones de cortejo con el programa Noldus Observer.

Despliegues	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		56	290	13	38.7
B		57	185	24	64.4
C		15	50.1	14	24.5
D		48	167	32	71.3
E		77	262.2	23	55.4
F		100	653.1	1	1.3
G		75	228.8	72	204
H		76	323.9	109	472.4
I		50	270.1	35	164.5

Plegamientos	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		21	45.7	1	3.4
B		14	17.5	8	10.7
C		22	38.5	13	18.9
D		8	18.8	3	3.9
E		32	86.9	7	9.7
F		21	33.5	23	48.9
G		33	52.9	14	21
H		23	30.7	2	3.1
I		14	18.2	13	19

Intentos de copula	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		4	9.4	1	0.7
B		8	10.4	0	0
C		0	0	0	0
D		6	10.2	0	0
E		0	0	0	0
F		3	2.2	0	0
G		7	8.8	0	0
H		2	1.4	0	0
I		0	0	0	0

Nado sincronizado	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		15	29.5	3	3.7
B		25	59.5	1	2.9
C		0	0	3	5.2
D		15	29.3	1	1
E		1	1.8	2	4
F		20	36.4	0	0
G		28	49.9	9	19
H		16	23.8	0	0
I		4	14	3	4.3

Ondulaciones	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		15	40.5	7	6.8
B		22	37.7	10	12.2
C		13	22.6	2	2.7
D		16	23.9	5	7
E		37	65.6	0	0
F		47	89.1	0	0
G		6	7.5	40	101.4
H		20	35.1	87	139.8
I		13	21.4	0	0

Figuras en "S"	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		1	0.8	0	0
B		0	0	0	0
C		8	15.4	2	2.2
D		0	0	1	1
E		13	20.7	0	0
F		9	12.9	0	0
G		1	0.8	6	11.7
H		4	3.8	17	39.5
I		0	0	0	0

Ataques	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		3	3.4	0	0
B		0	0	0	0
C		4	6.2	0	0
D		4	4.3	0	0
E		9	11	0	0
F		5	2.9	0	0
G		0	0	36	40.8
H		0	0	33	27
I		0	0	0	0

Persecuciones	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		0	0	0	0
B		0	0	0	0
C		0	0	0	0
D		0	0	0	0
E		0	0	1	3
F		0	0	0	0
G		0	0	44	63.1
H		0	0	0	0
I		0	0	0	0

Vibraciones	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
A		7	20.2	12	13.3
B		4	5.3	19	27.4
C		1	2.1	14	20
D		1	1	15	18.5
E		6	13.2	15	24
F		7	7.3	1	1.9
G		5	5.2	42	81.7
H		14	18.3	26	126.2
I		4	6.2	47	69.4

**2- Resultados del Análisis de las filmaciones de combates
con el programa Noldus Observer .**

Despliegues	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		27	175.9	60	228.1
DvsE		166	972.2	27	88.4
GvsH		153	592.6	15	264
DvsF		80	332.7	34	137.4
Gvsl		218	680.9	19	56
BvsC		54	189.9	135	252.1
EvsF		141	677.7	0	0
AvsC		144	691.5	275	372.2
Hvsl		168	428.2	7	14.4

Ondulaciones + despliegues	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		10	30.6	37	79
DvsE		122	340.1	47	155.5
GvsH		112	392.3	14	27.2
DvsF		114	319.8	18	82.5
Gvsl		198	487.6	7	15.2
BvsC		35	108	223	582.9
EvsF		135	545.6	0	0
AvsC		102	204.4	341	716.7
Hvsl		108	211.7	2	0.8

Plegamientos	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		2	4.6	6	10.5
DvsE		0	0	0	0
GvsH		0	0	1	3.4
DvsF		0	0	0	0
Gvsl		4	2.9	0	0
BvsC		0	0	0	0
EvsF		3	8.3	0	0
AvsC		1	0.4	0	0
Hvsl		0	0	0	0

Nado sincronizado	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		2	2.4	4	32.8
DvsE		0	0	0	0
GvsH		0	0	0	0
DvsF		0	0	0	0
Gvsl		0	0	0	0
BvsC		0	0	0	0
EvsF		0	0	0	0
AvsC		0	0	0	0
Hvsl		0	0	0	0

Ondulaciones + plegamientos	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		4	14.1	2	3.4
DvsE		32	81.0	0	0
GvsH		13	21.8	0	0
DvsF		5	7.0	1	1.3
Gvsl		4	7.8	0	0
BvsC		4	11.5	8	8.4
EvsF		59	256.8	0	0
AvsC		9	9.6	0	0
Hvsl		8	9.1	0	0

Figuras en "S"	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		1	1.5	13	22.2
DvsE		42	66.9	6	9.3
GvsH		43	97.6	2	3.3
DvsF		28	53	15	35.7
Gvsl		80	121.2	10	17.2
BvsC		5	11.1	32	57.6
EvsF		35	60	0	0
AvsC		31	39.2	35	38.3
Hvsl		72	81.3	0	0

Ataques	Zoogoneticus tequila		Zoogoneticus quitzeoensis		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		0	0	147	194.8
DvsE		0	0	60	38
GvsH		86	67.9	54	67
DvsF		122	98.3	48	56.6
Gvsl		238	157.3	69	66.7
BvsC		90	54.4	269	277.1
EvsF		4	2.5	0	0
AvsC		7	3.6	397	269.8
Hvsl		176	97.8	42	31.9

Persecuciones	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		0	0	105	147.3
DvsE		0	0	17	22.8
GvsH		49	72.6	33	43.9
DvsF		50	57.6	39	59.6
Gvsl		93	152.7	64	80
BvsC		101	148.5	16	15.5
EvsF		0	0	0	0
AvsC		1	0.4	25	15.9
Hvsl		156	179.7	29	20.9

Vibraciones	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		0	0	17	75.1
DvsE		17	16.7	6	13
GvsH		6	8.3	0	0
DvsF		0	0	11	29.8
Gvsl		0	0	6	10.2
BvsC		0	0	5	7.2
EvsF		0	0	0	0
AvsC		2	1.9	0	0
Hvsl		18	13.8	2	1.7

Intento de cópula	<i>Zoogoneticus tequila</i>		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		
	Machos	Frecuencias	Duraciones totales (s)	Frecuencias	Duraciones totales (s)
AvsB		0	0	2	3.4
DvsE		0	0	0	0
GvsH		0	0	0	0
DvsF		0	0	0	0
Gvsl		0	0	0	0
BvsC		0	0	0	0
EvsF		0	0	0	0
AvsC		0	0	0	0
Hvsl		0	0	0	0

Apéndice C -Resultados de todas las conductas depredatorias de *T. melanogaster*.

Tabla 1. Frecuencias de las conductas depredatorias exhibidas por *T. melanogaster* durante el cortejo de ambas parejas (macho y hembra).

Parejas	Orientaciones a Z. <i>tequila</i>	Orientaciones a Z. <i>quitzeoensis</i>	Acercamientos a Z. <i>tequila</i>	Acercamientos a Z. <i>quitzeoensis</i>	Ataques a Z. <i>tequila</i>	Ataques a Z. <i>quitzeoensis</i>	Todas las conductas a Z. <i>tequila</i>	Todas las conductas a Z. <i>quitzeoensis</i>
A	9	7	4	3	3	1	16	11
B	3	2	4	1	10	0	17	3
C	14	10	6	3	8	3	28	16
D	6	5	2	1	0	2	8	8
E	15	9	8	6	2	4	25	19
F	8	4	4	2	2	0	14	6
G	10	10	5	4	2	2	17	16
H	2	4	2	2	0	0	4	6
I	6	1	1	1	1	0	8	2
totales	73	52	36	23	28	12	137	87
\bar{x}	8.11	5.77	4	2.55	3.11	1.33	15.22	9.66
d.e	4.46	3.38	2.18	1.67	3.52	1.5	7.89	6.14

Tabla 2. Frecuencias de las todas las conductas depredatorias exhibidas por *T. melanogaster* durante el combate de ambas parejas (de machos).

Parejas	Orientaciones a Z. <i>tequila</i>	Orientaciones a Z. <i>quitzeoensis</i>	Acercamientos a Z. <i>tequila</i>	Acercamientos a Z. <i>quitzeoensis</i>	Ataques a Z. <i>tequila</i>	Ataques a Z. <i>quitzeoensis</i>	Todas las conductas a Z. <i>tequila</i>	Todas las conductas a Z. <i>quitzeoensis</i>
A vs B	9	6	3	1	9	3	21	10
D vs E	5	2	1	0	0	0	6	2
G vs H	4	1	1	0	0	0	5	1
A vs C	12	9	5	7	1	10	18	26
D vs F	15	9	7	3	3	1	25	13
G vs I	6	3	4	2	3	3	13	8
B vs C	6	3	3	1	3	1	12	5
E vs F	5	2	2	0	0	0	7	2
H vs I	8	5	3	1	2	2	13	8
totales	70	40	29	15	21	20	120	75
\bar{x}	7.77	4.44	3.22	1.66	2.33	2.22	13.33	8.33
d.e.	3.67	3.05	1.92	2.24	2.83	3.15	6.91	7.76

Apéndice D - Nacimientos de *Zoogoneticus tequila*.

Camada	Fecha nacimiento	Long.stdr Hembra (mm)	# de crías	Hembras	Machos	Decesos en la primera semana	Observaciones (día/comentario)
1	20/V/01	44	14	8	6	-	40-diff sex 45-pigment
2	5/VI/01	42	14	8	5	1	40/42 pleitos (mord recip displ)
3	11/VI/01	43	8	4	0	4	35 pleitos
4	16/VII	45	14	9	5	-	
5	29/VII/01	41	10	2	4	4	
6	16/VIII/01	41	10	6	4	2	
7	10/II/02	43	0	-	-	9/XI (infec.bact.)	
8	21/II/02	42	9	6	3	1	
9	1/V/02	44	13	3	5	5	
10	2/V/02	43	10	5	2	3	
11	4/V/02	40	14	8	4	2	
12	8/V/02	41	9	3	3	3	
13	12/V/02	43	17	9	4	4	
14	13/V/02	48	26	4	17	5	
15	30/V/02	48	28	13	14	1	
16	20/VI/02	45	13	4	4	5 (canibalismo)	nacimiento c/ adultos
17	4/VII/02	44	11	5	6	-	
18	14/VII/02	47	12	9	3	-	
19	16/VII/02	43	15	4	8	3 prematuros	
20	17/VII/02	46	21	12	7	2 prematuros	
21	19/VII/02	42	15			1	
22	22/VII/02	49	29	13	6	1	
23	27/VII/02	41	12+			2	

Grupo A (15)	Grupo B (15)	Grupo C (17)	Grupo D (13)
1- 6m	1- 8h	4- 9h	4- 5m
2- 7h	2- 5m	5- 4m	5- 2h
3- 2h	3- 2h	6- 4m	6- 6h
Grupo E (13)	Grupo F (11)	Grupo G (15)	Grupo H (16)
8-6h	8-3m	11-8h	11-4m
9-5m	9-3h	12-3h	12-3m
10-2m	10-5h	13-4m	13-9h
Grupo I (33)	Grupo J (27)	Grupo K (17)	Grupo L (14)
14-17m	14-4h	16-4m	16-4h
15-13h	15-14m	17-5h	17-6m
18-3m	18-9h	19-8m	19-4h

	Hembras <i>Z.tequila</i>	Machos <i>Z.tequila</i>	Hembras <i>Z.quitzeoensis</i>	Machos <i>Z.quitzeoensis</i>	T.melanogaster
A	46	36	42	34	305
B	46	38	47	41	315
C	40	36	39	34	250
D	38	36	36	35	260
E	42	36	38	34	300
F	41	37	43	38	300
G	39	35	43	40	365
H	44	35	45	41	410
I	45	37	47	36	395